

Aus dem Institut für Zoologie und Hydrobiologie
der Tierärztlichen Fakultät der Universität München
Vorstände: Prof. Dr. M. Ruf und Prof. Dr. Dr. habil. W. Ahne

Arbeit angefertigt unter Leitung von Prof. Dr. Dr. habil. R. Hoffmann

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen
am Herz der Goldorfe (*Leuciscus idus* L.)
und der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* R.)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Ruth Mittermeier
aus
Scheinfeld

München 1988



Aus dem Institut für Zoologie und Hydrobiologie
der Tierärztlichen Fakultät der Universität München
Vorstände: Prof. Dr. M. Ruf und Prof.Dr.Dr.habil. W. Ahne

Arbeit angefertigt unter Leitung von Prof.Dr.Dr.habil.R.Hoffmann

LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN

AM HERZ DER GOLDORFE (LEUCISCUS IDUS L.)

UND DER REGENBOGENFORELLE (SALMO GAIRDNERI R.) *

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Ruth Mittermeier
aus
Scheinfeld

* Die Untersuchungen wurden mit Mitteln der Deutschen
Forschungsgemeinschaft (DFG) gefördert

München 1988

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Prof. Dr. M. Rüsse

Referent: Prof. Dr. Dr.habil. R. Hoffmann

Korreferent: Prof. Dr. J. Gropp

Tag der Promotion: 26. Februar 1988

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I. Einleitung	1
II. Literatur	3
1. Entwicklung des Fischherzens	3
1.1. Phylogenese des Fischherzens	3
1.2. Ontogenese des Teleosteerherzens	7
2. Lage des Fischherzens	13
3. Anatomie des Fischherzens	14
3.1. Die Herzkammern	14
3.1.1. Sinus venosus	14
3.1.2. Atrium cordis	16
3.1.3. Ventriculum cordis	20
3.1.4. Conus arteriosus bzw. Bulbus arterio- sus bei Teleostei	24
3.2. Pericardium	33
3.3. Herzklappen	35
4. Feinstruktur des Fischherzens	37
4.1. Endokard	37
4.1.1. Phagozytose durch Endokardzellen	40
4.1.2. Subendokardialraum	41
4.2. Myokard	42
4.2.1. Myokardzelle	44
4.2.1.1. Aufbau bei Wirbeltieren	44
4.2.1.2. Myokardzelle bei Fischen	46
4.2.1.2.1. Sarkoplasmatisches Retikulum	51
4.2.1.2.2. Interzelluläre Kontakte am Myokard	53
4.3. "Junctional Region"	54
4.4. Epikard	55
4.4.1. Subepikardialraum	56
4.4.2. Stäbchendrüsenzelle	56
5. Physiologie des Fischherzens	60
5.1. Herzgewicht	60
5.2. Arbeitsweise	60
5.3. Blutdruck	62

	Seite
5.4.	Herzschlag 63
5.5.	Kreislaufregulation 65
5.6.	Herz und Atmung 66
5.7.	Respiratorischer Metabolismus im Fischventrikel 67
5.8.	Myoglobingehalt des Ventrikels 68
6.	Herzeigene Blutversorgung 70
6.1.	Koronargefäßveränderungen 78
7.	Regulation der Herztätigkeit durch Nerven 79
7.1.	Innervierung und Reflexe des Fischherzens 79
7.2.	Herzinnervierung bei verschiedenen Fisch- arten 81
7.3.	Autonome Fischherz-Innervierung 84
8.	Humorale Kontrolle des Fischherzens 87
8.1.	Intrakardiale humorale Kontrolle 87
8.2.	Extrakardiale humorale Kontrolle 89
9.	Elektrokardiogramm 90
10.	Besonderheiten des Fischkreislaufes 93
10.1.	Sekundäres Blutgefäßsystem beim Knochen- fisch 93
10.2.	Akzessorische Herzen 95
10.2.1.	Kaudalherz 95
10.2.2.	Weitere pumpende Organe 98
III.	Material und Methoden 100
1.	Untersuchte Fischarten und deren Hälterung 100
2.	Methodik 101
2.1.	Tötung der Fische 101
2.2.	Morphologische Methoden 101
2.2.1.	Mikroskopische Anatomie 101
2.2.2.	Elektronenmikroskopie 102
2.3	Zellvermessung 102

	Seite
IV. Ergebnisse	103
1. Regenbogenforelle	103
1.1. Lage des Herzens	103
1.2. Makroskopische Anatomie	104
1.3. Mikroskopische Anatomie	105
1.3.1. Sinus venosus	105
1.3.1.1. Lichtoptische Untersuchungen	105
1.3.2. Atrium cordis	106
1.3.2.1. Lichtoptischer Überblick	106
1.3.2.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	108
1.3.2.2.1. Endokard	108
1.3.2.2.2. Myokard	109
1.3.3. Ventriculum cordis	111
1.3.3.1. Lichtoptischer Überblick	111
1.3.3.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	114
1.3.3.2.1. Endokard	114
1.3.3.2.2. Spongiosa	114
1.3.3.2.3. Kompakta	118
1.3.3.2.4. Subepikard	122
1.3.4. Bulbus arteriosus	126
1.3.4.1. Lichtoptischer Überblick	126
1.3.4.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	127
1.3.4.2.1. Endokard	127
1.3.4.2.2. Bulbuswand	128
2. Goldorfe	135
2.1. Lage des Herzens	135
2.2. Makroskopische Anatomie	136
2.3. Mikroskopische Anatomie	137
2.3.1. Sinus venosus	137
2.3.1.1. Lichtoptische Untersuchungen	137
2.3.1.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	138
2.3.2. Atrium cordis	139
2.3.2.1. Lichtoptischer Überblick	139
2.3.2.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	140
2.3.2.2.1. Endokard	140
2.3.2.2.2. Subendokardialraum	141
2.3.2.2.3. Myokard	144

	Seite
2.3.3. Ventriculum cordis	145
2.3.3.1. Lichtoptischer Überblick	145
2.3.3.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	147
2.3.3.2.1. Endokard	147
2.3.3.2.2. Spongiosa	148
2.3.3.2.3. Kompakta	152
2.3.3.2.4. Epikard	154
2.3.4. Bulboventrikulärklappe	155
2.3.4.1. Endokard	155
2.3.4.2. Klappenkörper	158
2.3.5. Bulbus arteriosus	159
2.3.5.1. Lichtoptischer Überblick	159
2.3.5.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	160
2.3.5.2.1. Endokard	160
2.3.5.2.2. Bulbuswand	160
2.3.6. Rodletzellen	164
2.3.6.1. Lichtoptische Untersuchungen	164
2.3.6.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	165
3. Zellvermessungen	169
V. Zusammenfassung der Ergebnisse und Diskussion	171
1. Grundstruktur	171
2. Endokard	172
2.1. Endokardiale Granula	172
3. Atrium cordis	175
3.1. Subendokardialzellen	175
3.2. Spezifische Herzgranula	177
4. Ventriculum cordis	180
4.1. Myokardzelle	182
4.1.1. Sarkolemm	182
4.1.2. Disci intercalares	183
4.1.3. Myofibrillen	184
4.1.4. Zytosomen	185
4.1.5. Sarkoplasmatisches Retikulum	187
4.1.6. Zelluläre Vesikel	189
4.1.7. Besonderheiten der Myokardzelle	189
4.1.7.1. Erweiterte Z-Banden	189
4.1.7.2. Residual bodies	190

	Seite
4.2. Helle und dunkle Myokardzellen	191
4.3. Interzellularspalten in der Kompakta der Regenbogenforelle	192
4.4. Interzelluläre Verbindungen	193
5. Bulbus arteriosus	194
5.1. Granulazellen	195
6. Herzklappe	196
7. Stäbchendrüsenzellen	198
8. Subepikard	200
9. Blutversorgung	201
10. Innervation	203
11. Zellvermessung	205
VI. Zusammenfassung	206
Summary	208
VII. Literaturverzeichnis	210





I. EINLEITUNG

Das Herz ist das zentrale muskulöse Organ des Blutgefäßsystems, das als Verteiler für Atemgase, Nährstoffe, Exkrete, Hormone, Wärme und freie Körperzellen dient. Bei höheren Metazoenstämmen sind für die Flüssigkeitsbewegung Hohlraumssysteme vorhanden, die bei Wirbeltieren aus drei Räumen bestehen (HADORN und WEHNER, 1978):

1. Blutgefäßsystem
2. Zölom
3. Interzellularraum

Das Herz als hämodynamische Antriebskraft des Blutkreislaufes muß dabei durch rhythmische Kontraktionen (Systole) und Dilatationen (Diastole) das Blut in einem geschlossenen Gefäßsystem in Bewegung halten. Durch das Vorhandensein von Herzklappen gelingt dies kontinuierlich in einer Richtung. Beim Fisch besteht das Hohlorgan Herz aus vier hintereinandergeschalteten Kammern; in Blutflußrichtung sind das: Sinus venosus, Atrium cordis, Ventriculum cordis, Conus cordis bzw. Bulbus arteriosus. Sie bestehen aus unterschiedlichen Anteilen von kollagenen Fasern und dicken Muskelschichten. Man kann jeweils Endo-, Myo- und Epikard unterscheiden. Es zeigt sich beim Fisch der typische Aufbau eines Wirbeltier-Herzmuskels, obwohl kleine Unterschiede in der Verteilung spontan aktiver Zellen, der Natur und Anzahl erregender Impulse und im Charakter von Aktions- und Ruhepotentialen zwischen verschiedenen Fischen und anderen Wirbeltieren bestehen (RANDALL, 1968).

Außer seiner Funktion im Gefäßsystem fällt dem Fischherzen auch die Aufgabe der Beseitigung schädigender Substanzen aus dem Blutkreislauf durch Phagozytose zu.

Es ist notwendig, die normalen anatomischen Verhältnisse sowie die histologische Struktur eines gesunden Herzens zu kennen, um pathologische Veränderungen ansprechen und beurteilen zu können. Besonders wichtig ist dies für Fische wie die Goldorfe (*Leuciscus idus* L.), die in der Bundesrepublik Deutschland als Testfisch für den "Goldorfontest" im Rahmen der Festlegung der Abwasserabgabe verwendet wird (Verfahren DIN 38412-L 20).

In dieser Arbeit werden deshalb die anatomischen und histologischen Strukturen der Herzen von Goldorfe und Regenbogenforelle genauer untersucht.

II. LITERATUR

1. Entwicklung des Fischherzens

1.1. Phylogenese des Fischherzens

Während bei entwicklungsgeschichtlich tieferstehenden Organismen die Zufuhr lebenswichtiger Stoffe und die Entsorgung ausscheidungspflichtiger Stoffe auf Grund des geringen Körpervolumens noch ausreichend durch Diffusion und Osmose erfolgen kann, muß dies mit zunehmender Körpergröße bei höher organisierten Lebewesen mit Hilfe eines Leitungssystems geschehen, das den gesamten Organismus erreicht. Das hat zur Entstehung eines Gefäßsystems mit arteriellem und venösem Schenkel geführt, in dessen Zentrum das Herz als antreibende Kraft liegt.

Die Notwendigkeit einer Blutzirkulation ergibt sich aus der Tatsache, daß das Blut dem O_2 -Transport und der Bewegung von Nährstoffen, Hormonen und Exkreten dient. Die Blutströmung erfolgt durch besondere Blutmotoren, deren verbreitetster Typ das Herz ist. Man findet es bei allen höheren Tiergruppen: Arthropoden, Mollusken, Tunicaten, Wirbeltieren.

Alle niederen, dauernd wasserbewohnenden Craniota (Wirbeltiere) wurden ursprünglich in der Klasse Pisces (Fische) zusammengefaßt. Doch heute wird die alte Gruppe der Pisces in sechs Klassen eingeteilt (STARCK, 1978).

Übersicht über das System der niederen Craniota (Wirbeltiere)

Gnathostomata (Kiefernäuler)	Osteichthyes	Teleostomi	Klasse 1	: Agnatha (Kieferlose, Rundmäuler)
			Unterklasse:	Ostracodermata
			Ordnung	: Heterostraci
			"	: Anaspida
			"	: Osteostraci
			Unterklasse:	Cyclostomata
			Klasse 2	: Placodermata (Panzerfische, ausgestorben)
			Ordnung	: Acanthodii
			"	: Arthrodira
			"	: Megapetalichthyida
			"	: Antiarchi
			"	: Stegoselachii
			"	: Palaeospaedylicidea
			Klasse 3	: Chondrichthyes (Knorpelfische)
			Unterklasse:	Elasmobranchii
			Unterklasse:	Holocephali
			Klasse 4	: Actinopterygii (Strahlflosser)
			Überordnung:	Chondrostei
			"	: Polypteriformes
			"	: Holostei
			"	: Teleostei
			Klasse 5	: Crossopterygii (Quastenflosser)
			Klasse 6	: Dipnoi (Lungenfische)

Das Herz entsteht immer aus Gefäßmuskulatur. Die Ableitung der Herzen von Blutgefäßen sieht man bei vielen Wirbellosen: das langgestreckte Herz vieler Insektenlarven und mancher Krebse (*Squilla*, *Branchipus*) ist lediglich ein besonders differenziertes Rückengefäß. Auch bei den Tunicaten besitzt das Herz noch Gefäßcharakter (BUDDENBROCK, 1939).

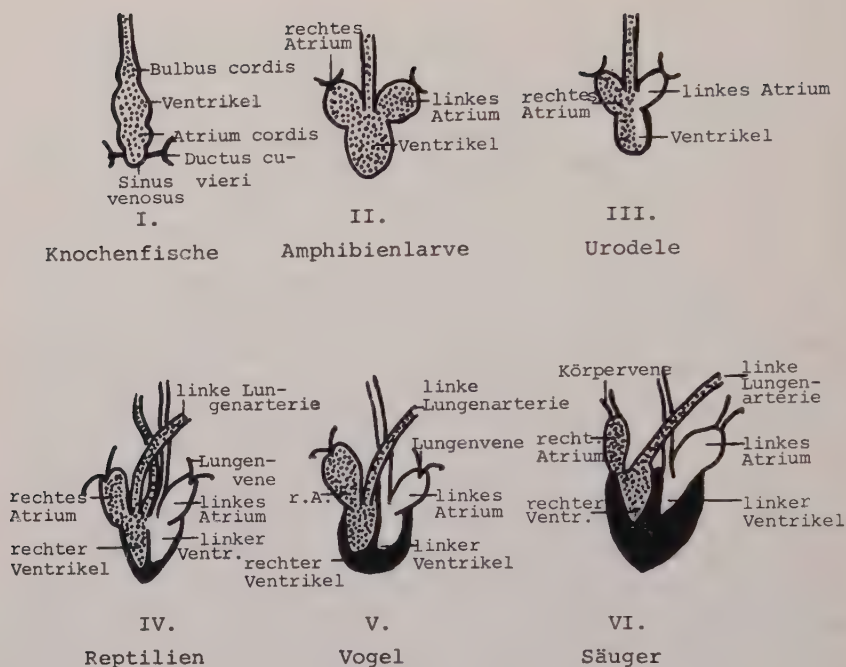
Die vier hintereinandergeschalteten Kammern des Fischherzens entstehen entwicklungsgeschichtlich durch eine Erweiterung der ursprünglichen Hauptgefäße, der Venae vitellinae (BENNINGHOFF, 1933). Diese einfache lineare Anordnung der Herzkammern ist noch bei den Embryonen höherer Wirbeltiere zu beobachten, ebenfalls die Befestigung der Herzspitze am Perikard durch eines oder mehrere Bänder.

Bei den Teleostei münden Venen aus Körper und Leber in das Herz. Das Blut fließt dabei in den Sinus venosus, dann in das Atrium, den Ventrikel und den Conus arteriosus (Abb.I). Bei den Polypteriformes, einem Seitenzweig der Actinopterygii, die durch Kiemen und Lungen atmen, handelt es sich um eine stammesgeschichtliche Eigenspezialisierung des Kreislaufsystems, die nicht zu den Landwirbeltieren überleitet. Die Lungenvenen münden hier nicht in den Sinus venosus, sondern versorgen mit kleinen Ästen den Magen-Darm-Trakt und andere Eingeweide direkt. Über die Leberpfortader und die Vena hepatica revehens gelangt etwas oxygeniertes Blut zur Myokardernährung ins Herz. Der hier eingeschlagene Weg des Kreislauf-Atmungssystems führt offenbar in eine Sackgasse, die nur möglich war, da Polypteri nie das Wasser verlassen, um auf reine Lungenatmung umzustellen (STARCK, 1982).

Bei Amphibien finden sich zwei Arterien, in den linken Vorhof münden Lungenvenen, rechts Körpervenen (Abb.IIa und b). Da der Ventrikel ungeteilt ist, werden arterielles Lungenblut und venöses Körperblut teilweise durchmischt. Der Kopf wird beim Auspumpen mit dem sauerstoffreichsten Blut, der Körper und die Lunge mit dem gemischten Blut versorgt. Der embryonal angelegte Sinus venosus wird in die rechte Vorammer aufgenommen.

Eine Scheidewand beginnt sich bei Reptilien zu entwickeln (Abb.III), ist aber nur bei Crocodilia ganz ausgebildet, wo sie den Kammerraum vollständig unterteilt.

Bei Vögeln (Abb.IV) und Säugern (Abb.V) erst ist eine vollständige Trennung in ein linkes arterielles und ein rechtes venöses Herz erfolgt (HADORN und WEHNER, 1973).



(nach HADORN und WEHNER, 1973)

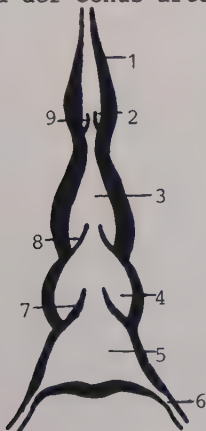
Die einfachste Kreislaufform bei Evertabraten ist ein offenes System mit dem Herz als Pumpe, die Blut über Arterien in den Körper treibt. An deren Ende gelangt das Blut in Gewebsspalten und muß zum Herzen zurücksickern. Bei Anneliden und Chordaten herrscht ein geschlossenes System von Gefäßen vor: zwischen Arterien und Venen verbindet ein Kapillarsystem. Amphioxus nimmt eine Mittelstellung ein, da er zwar Arterien und Venen, aber keine Kapillaren besitzt. Das Blut hat hier noch unmittelbaren Kontakt mit den Geweben.

Das Herz stellt letztendlich eine Reihe von Erweiterungen des primären Hauptblutgefäßes dar. Es wird daher von einer dünnen Endothelschicht ausgekleidet, die sich im Endothel der Gefäße fortsetzt und von einer dünnen Bindegewebsschicht

unterlagert wird. Dieses Endokard (primäre Gefäßwand) wird von dem hauptsächlich aus Herzmuskelgewebe gebildeten Myokard umschlossen, dem nach außen das Epikard aufliegt. Die Herzmuskulatur betreffend hat sich zuerst ein schwammartiges spongiöses Myokard gebildet, das man bei allen Fischklassen findet. Aus ihm hat sich sekundär eine nur bei einigen Teleostei zusätzlich außen aufliegende kompakte und vaskularisierte Herzwand entwickelt (BAUEREISEN, 1953).

1.2. Ontogenese des Teleosteerherzens

Die Entwicklung des Gefäßsystems und des Herzens der Knochenfische beginnt mit der Bildung von Blutinseln in der viszeralen Mesodermschicht. Aus diesem entstehen Zellverdichtungen mit angiogenetischem Material, die sich zu Endothel und Blutzellen weiterbilden, so daß ein Kapillarnetz verfügbar wird. Durch hämodynamische Faktoren entsteht ein einheitlicher Gefäßstrang, in dem sich der ursprüngliche Herzschnlauch entwickelt (LANGMANN, 1977). Die erste Herzanlage besteht aus vier Kammern, die hintereinander liegen. Sie sind im Blutfluß, von kaudal nach kranial betrachtet: der Sinus venosus, das Atrium cordis, das Ventriculium cordis und der Conus arteriosus (oder Bulbus cordis).



Herz der Teleostei

- 1 = Truncus arteriosus, Aorta ventralis
- 2 = Bulbus arteriosus
- 3 = Ventriculium cordis
- 4 = Atrium cordis
- 5 = Sinus venosus
- 6 = Ductus cuvieri
- 7 = Valvula sinu-atrialis
- 8 = Valvula atrioventricularis
- 9 = Valvula bulbi

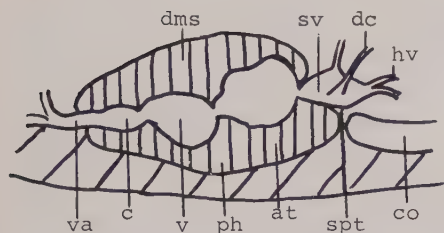
(nach WIEDERSHEIM aus BUDDENBROCK, 1939)

Sinus venosus und Atrium stellen eine Erweiterung des ursprünglichen Herzrohres dar, die aus einer Vergrößerung des Innendurchmessers resultiert. Der Ventrikel und Bulbus cordis entstehen durch eine Verdickung der Muskelschicht dieses Rohres, der Lumenquerschnitt wird dabei kaum erweitert. Durch den nur knapp zur Verfügung stehenden Freiraum wird der Umfang der Ventrikelmuskulatur begrenzt; dies erklärt die Form des Teleosteerherzens.

Das Ostium atrio-ventriculare kommt immer dorsal auf der Hauptkammer zu liegen, kann aber unterschiedlich weit noch rostral verschoben werden. Deshalb ist die Entfernung zum Ostium arteriosum unterschiedlich: bei *Petromyzon fluviatilis* (*Petromyzon*) lang, bei *Acipenser stellatus* (*Acipenseridae*) und besonders bei *Salmonidae* viel kürzer. Wenn diese Strecke auffallend kurz ist, so entsteht der sogenannte Bulbo-auriculär-Kamm (BENNINGHOFF, 1935). Dieser Kamm stellt die Achse dar, in welcher das embryonale Herz sich bewegt und schließlich die S-Form annimmt. Sinkt diese Strecke tief in das Ventrikel-Volumen ein, wird letzteres V-förmig, die Herzspitze ist dann gut ausgeprägt (HARDER, 1975).

Im Verlauf der Ontogenese wird das Herz temporär durch Bindegewebsfalten, das Mesokard, gehalten. Dieses wird noch während der Embryonalentwicklung wieder zurückgebildet. Das Herz ist dann nur noch von zu- und abfließenden Gefäßen in seiner Lage fixiert: kranial vom Truncus arteriosus mit der Aorta ventralis, kaudal von den großen Venen, die, durch das Septum transversum tretend, in den Sinus venosus münden. Bei den Chondrostei und Teleostei befestigt ein Band die Herzspitze im Perikard (BENNINGHOFF, 1933). *Makaira ampla* (*Istiophoridae*) besitzt drei solcher Bänder. Durch das ungleiche Wachstum von Perikard und embryonalem Herzrohr kommt es zu einer S-förmigen Krümmung der Herzanlage im umhüllenden Perikard: die Herzscheife entsteht, deren Scheitel nach ventrokaudal gerichtet ist. Dadurch kommt bei allen Fischklassen das Atrium dorsal des Ventrikels und des Bulbus zu liegen.

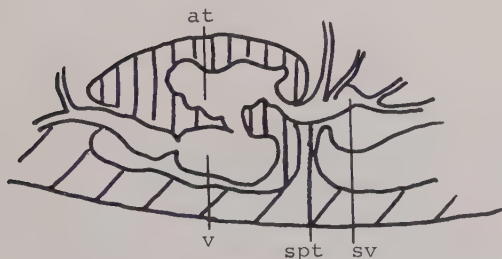
A. Hypothetische Ausgangsform



at	Atrium
c	Conus arteriosus
dc	Ductus cuvieri
dms	dorsales Mesokard
hv	Vena hepatica
ph	Perikardhöhle
co	Coelom
spt	Septum transversum
sv	Sinus venosus
v	Ventrikel
va	ventrale Aorta

B. Elasmobranchii

(nach HARDER, 1977, Part II)



Bei den Cyclostomata, Elasmobranchii und Teleostomi (außer Teleostei) entsteht das Herz aus einem medialen Längsgefäß, bei den Teleostei (wie auch bei Amniota) bildet es sich aus paarigen Anlagen, die später in der Medianen am Anfang des Schlundes zu einem gemeinsamen Herzrohr verschmelzen (SUWOWROW, 1959). Fächerartig angeordnete Septen der Spongiosa können im Gegensatz zu den Elasmobranchii bei den Teleostei und Chondrostei nur embryonal beobachtet werden (HARDER, 1975). Bei *Latimeria chalumnae* (Crossopterygii) entsteht aus dem embryonalen dorsalen Mesokard ein einfacher, das Septum transversum durchdringender Perikard-Peritonealkanal (ANTHONY et al., 1965).

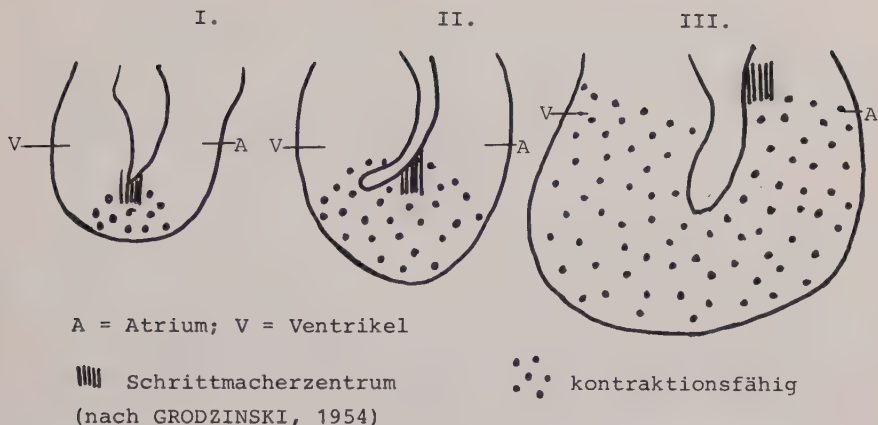
Die Herzmuskulatur entsteht, wie das Blut und die Blutgefäße, aus der Splanchnopleura, dem viszeralen Blatt der Seitenplatte des Mesoderms. Frühembryonal ist die Myokardzelle spindelförmig. Sie ähnelt sehr der der glatten Muskulatur und zeigt noch keine quergestreiften Fibrillen, obwohl das Herz schon schlägt. Erst relativ spät entwickeln sich peripher Fibrillen, anschließend zentral (GRAU, 1960).

Bei der Entwicklung des Schollenherzens fand SANTER (1972) drei Stadien:

1. Das frühe Larvenherz, das bereits aus Endo-, Myo- und Epikard besteht (bis Tag 20 nach der Befruchtung).
2. Das späte Larvenherz, bei dem das Endokard sich ins Myokard einstülpt, so daß ein diffuses System endokard-ausgekleideter Muskelkanäle entsteht (bis zwei Monate nach der Metamorphose).
3. Das Erwachsenenherz mit dem gut entwickelten spongiösen Muskel.

Bei allen Untersuchungen fiel auf, daß aus den Z-Linien junger Myozyten radiär kurze, frisch gebildete Sarkomere herausragen, so daß man bei den Teleostei eine primitive Myogenese annimmt. Während der Metamorphose der Scholle war außerdem eine Proliferation von Mitochondrien bei Myokardzellen zu erkennen, die vielleicht für das schnelle Herzwachstum während der zwei folgenden Monate verantwortlich ist.

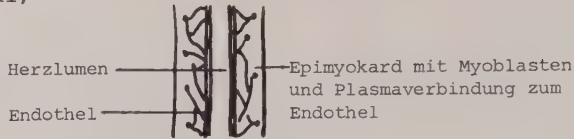
Die Schrittmacherzentren im Herzen, die die Myokardkontraktion selbständig anregen, wurden von GRODZINSKI (1954) bei der Seeforelle untersucht. Das erste Zentrum taucht in der Kurve der Herzscheife zwischen Atrium und Ventrikel auf (siehe I). Mit zunehmendem Wachstum des Embryos vergrößert es sich und verlagert seine Position an der Atriumwand entlang in Richtung Ductus cuvieri (siehe II). Gleichzeitig vergrößert sich auch der kontrahierbare Teil des Herzens. Mit der endgültigen Lage des Schrittmacherzentrums beginnen erste peristaltische Herzbewegungen (siehe III).



Auch die Schlagfrequenz des Fischherzens ändert sich während der embryonalen Entwicklung: je älter das Tier ist, desto schneller schlägt das Herz. Während der Differenzierung und Formbildung des Embryos sinkt die Schlagfrequenz, beim Schlüpfen steigt sie wieder an. Beim Forellenembryo ist die Herzentwicklung mit 22 mm Körperlänge abgeschlossen (SUWOROW, 1959).

Die Entwicklung des embryonalen Herzschlauches von *Salmo gairdneri* (Salmonidae) zeigt eine dicke myoepikardiale Schicht, deren Myoblasten mit dem Endothel verbunden sind. Dem primären Endokardschlauch lagert sich von außen her eine dicke sekundäre Herzwand, das Myokard, auf, die vom Zölomepithel gebildet wird und sich zu Herzmuskelzellen differenziert. Das viszerale Blatt des Zöloms (Herzbeutelzölom) bleibt als äußere Schicht der Herzwand aufgelagert und stellt das Epikard dar (STARCK, 1982). HUGGEL (1952) teilt die Entwicklung von *Salmo gairdneri* (Salmonidae) in fünf Stadien ein. Er berücksichtigt dabei die Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz:

- I. 34 - 38 Ursegmente: Herschlauch gestreckt, Puls rein endothelial;

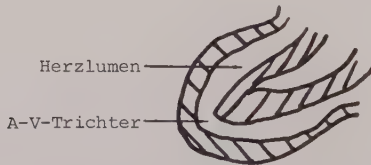


- II. 30 - 41 Ursegmente: Entstehung der beiden Schrittmacherzentren;

- III. 42 - 47 Ursegmente: beide Zellen ausgebildet; Beginn der Schlauchkrümmung;



- IV. 48 - 60 Ursegmente: Knickung vollendet, Atrioventrikular-Trichter erkennbar, Kreislauf beginnt;



- V. 60 - n Ursegmente: Herzform wird gebildet, Muskulaturzuwachs, Kreislauf voll entwickelt.

2. Lage des Fischherzens

Das Herz der Fische liegt in einem Herzbeutel innerhalb der Perikardhöhle, die am kranialen Ende des Zöloms von diesem durch das Septum transversum abgetrennt ist. Es befindet sich bei allen gnathostomen Fischen vor der Bauchhöhle und liegt weit rostraler als bei den übrigen Wirbeltieren. Bei den Agnatha dagegen befinden sich die Kiemen und somit auch das Herz wegen des komplizierten Mundapparates weiter kaudal (HARDER, 1975). Der Abstand zum letzten Kiemenbogenpaar darf nicht zu klein sein, da die Kiemen für die Blutdruckschwankungen, die sich aus der Herzaktion ergeben, sehr empfindlich sind (SATCHELL, 1971).

Von lateral und ventral stellt das kranioventrale Ende des Schultergürtels einen Schutz für die Perikardhöhle dar. Dorsal münden Oesophagus und dorsale Aorta in das Zölom, die kräftige Rücken- und Seitenwandmuskulatur bildet die äußerste dorsale und laterale Begrenzung.

Bei *Latimeria chalumnae* (Crossopterygii), einem erst 1939 entdeckten Quastenflosser, der als lebendes Fossil gilt, liegt das Herz hinter und unter dem Mundhöhlenboden, zwischen Mauschleimhaut und Oesophaguskonstriktion.

3. Anatomie des Fischherzens

3.1. Die Herzkammer

3.1.1. Sinus venosus

Der Sinus venosus der Fische stellt in Blutflußrichtung die erste Herzkammer dar. Er ist ein Sammelraum für die großen Körpervenen, die alle hier einmünden. Die bilateralen Venae cardinales communes (= Ductus Cuvieri) fließen kranial ein, die Venae hepaticae münden weiter hinten. Diese Mündungen können bei Elasmobranchii durch Sphinkteren kürzerer Muskelzüge gebildet werden. Auch kleinere Venen erreichen den Sinus direkt (*Anguilla anguilla* (Anguillidae), *Acipenser stellatus* (Acipenseridae)). Die Venae jugulares et subclaviae führen ebenfalls direkt in die erste Herzkammer (SAXENA und BAKHASHI, 1965).

Die Muskelwand des Sinus venosus ist sehr dünn. Sie ist bei den Teleostei besser entwickelt als bei den Elasmobranchii (HARDER, 1975). Diese Kammer besitzt nur ein kleines Fassungsvermögen. Durch ihre Kontraktion gelangt das Blut weiter ins Atrium.

Bei den Cyclostomata erfolgt eine Symmetrieabweichung, da nur noch der linke Ductus Cuvieri zum Herzen führt, der rechte wurde zu einem Hilfs Herzen umfunktioniert. Der Zufluß bei Petromyzonidae erfolgt nur über den rechten Ductus Cuvieri. Der Sinus venosus wird dabei von dem großen Atrium vollständig bedeckt. Am Ostium sinoatriale befinden sich zwei Klappen (STARCK, 1982). In den Sinus venosus von *Carcharias sorrah* (Carcharidae) münden lateral zwei Ductus Cuvieri und kaudal zwei Sinus hepatici. Die dünne Wandmuskulatur wird zum Atrium hin dicker, es entsteht ein zirkulärer Sinoatrialring mit drei Muskellagen. Hier bildet sich ein Paar kissenartiger Verdickungen, die nach kaudal in den Sinusring übergehen (NAIR, 1969). Der Zufluß zum Herzen von *Oxygaster gora* (Cyprinoidae) erfolgt durch den rechten und linken Ductus Cuvieri, eine unpaare Vena hepatica und die

große rechte Jugularvene. Der gesamte Sinus venosus besitzt eine glatte innere Oberfläche. Er wird vollständig vom Atrium bedeckt. Am dorsalen und ventralen Rand der Sinoatrialöffnung befinden sich membranöse, taschenähnliche Klappen (SRIVASTAVA, 1965).

Bei einigen Fischen haben sich, besonders den Blutzufuß betreffend, einige Besonderheiten entwickelt: Bei *Schizothorax curvifrons* (Schizothoracinae) kann der Sinus nicht von den Ductus cuvieri unterschieden werden (SAXENA und BAKHASHI, 1965). Bei *Gymnarchus niloticus* (Gymnarchidae) verschmelzen beide Ductus cuvieri so, daß kein Sinus venosus entsteht, und münden direkt ins Atrium (HYRTL, 1957). Der Sinus venosus von *Oriemus plagiostomus* hat ein auffallend großes Volumen (SAXENA und BAKHASHI, 1965).

SRIVASTAVA (1965) fand am dünnwandigen Sinus venosus von *Clarias batrachus* (Siluriformes) die Mündung aus einer unpaaren Vena hepatica, zwei Ductus cuvieri, der großen linken Jugularvene und kleineren paarigen Abdominalvenen. Die Sinoatrialöffnung ist herzförmig und mit einer membranösen Klappe dorsal und ventral versehen. Die Kammerinnenfläche ist glatt. Die breitere dorsale Klappe rückt dabei weiter ins Atrium vor, an dessen Ventralfläche sie durch einen Muskelzug befestigt ist, der an der Basis der Atrioventrikularklappe endet.

Das dreieckige Lumen mit sich kreuzenden Muskelfasern von *Puntius ticto* (Zierbarben) erhält sein Blut nur aus beiden Ductus cuvieri (SAHAI und CAWLA, 1969), bei *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) auch aus beiden Venae hepaticae (SANTER und COBB, 1972). Der Sinus venosus stellt hier eine 60 - 90 µm dünnwandige Kammer aus Zellverbänden von Herzmuskelfasern dar. Sie liegen im Bindegewebe, dessen Anteil zum Atrium hin zunimmt, wo zwei Klappen inserieren.

Bei den Polypterii, die zwar Lungen und Kiemen besitzen, aber niemals ausschließlich auf Lungenatmung angewiesen sind, führen fast alle Gefäße mit oxygeniertem Blut von den Lungen direkt zum Magen-Darm-Trakt. Nur eine kleine Vene

schließt an die Leberpfortader und Vena hepatica revehens an, über die etwas oxygeniertes Blut - hauptsächlich zur Myokardversorgung - ins Herz gelangt (STARCK, 1972).

Der bilateral symmetrische Sinus venosus von *Latimeria chalumnae* (*Crossopterygii*) ist dorsoventral abgeplattet und enthält drei starke Bänder: eines dorsal, zwei ventral. Zusätzlich zu den beiden Ductus cuvieri, den Venae hepaticae und einer zurückgebildeten Lungenvene mündet mit zwei bis drei Öffnungen eine große Vene aus dem Intestinum (ANTHONY et al., 1965). Der asymmetrisch nach rechts verlagerte Sinus venosus der Dipnoi erhält über die Ductus cuvieri und die Lebervenen, die in die rechte Sinushälfte münden, desoxygeniertes Blut (STARCK, 1982).

3.1.2. Atrium cordis

Das Atrium des Fischherzens ist größer als der Ventrikel. Das gilt gleichermaßen für das blutgefüllte und das nicht gefüllte Organ (KISCH, 1950). Die Vorkammer liegt im allgemeinen dorsal der Hauptkammer und des Bulbus cordis.

Die Atriumwand ist meist dicker als die des Sinus venosus. Musculi pectinati gehen sternförmig vom Ostium atrioventriculare aus und bilden ein Muskelmaschennetz. Muskelzüge kreuzen sich in spitzen Winkeln, einige besonders dicke verlaufen spiralig. Der genaue Verlauf hängt von der Atriumform ab.

Durch die Atriumkontraktion gelangt das Blut weiter in den Ventrikel (SATCHELL, 1971). Doch die Herzwand bleibt durch adhäsive Kräfte eng am Perikard anliegend, so daß sich das Atrium nicht zu stark kontrahieren kann; denn auch beim Fisch muß das gesamte Herzvolumen während seiner Tätigkeit konstant bleiben. Die Klappen werden wahrscheinlich während der Vorhofsystole zusammen mit dem Vorkammergrund und dem Hauptkammerdach angehoben (HARDER, 1975).

Bei nur kiemenatmenden Fischen drückt sich der Truncus arteriosus in die dünne Vorhofswand und bildet eine Rinne. An beiden Seiten entstehen Aussackungen nach ventral - die Auriculae cordis oder atrii (Herzohren). Diese können neben dem Herzen (*Gymnarchus niloticus* (Gymnarchidae)) oder neben der Aorta ventralis (*Fluta*, Symbbranchiformes) zu liegen kommen (HYRTL, 1857). Ihre Muskelzüge haben teil an der Vorhofkontraktion, so daß auch diese Ausbuchtungen vollständig geleert werden können. Sie vermeiden das Auftreten eines toten Winkels zwischen Trunkusrohr und vorderer Atriumwand und geben dem Herzen eine geschlossene, abgerundete Gesamtform. Am Ventrikelübergang verengt sich das Atrium und stülpt sich als Atrioventrikular-Trichter in die Kammer ein. Die Lichtung des verengten Grenzbereiches zwischen beiden Hauptabschnitten wird als Aurikularkanal (Ohrkanal) bezeichnet. Äußerlich entspricht der Vorhof-Kammergrenze eine Ringfurche, der Sulcus coronarius (Kranzfurche).

Die Muskulatur der Vorhofswand bildet ein Maschengitter, dessen Leisten als flache Septen oder Kämme gegen das Lumen vorspringen, besonders bei Osteichthyes. Die Muskelbalken bilden gegen die A-V-Öffnung eine ringförmige Muskelschlinge. Normalerweise befinden sich zwei Klappen am Übergang (MOTT, 1950), gelegentlich durch Sehnenfäden mit der Kammerwand verbunden.

Bei den Myxinoidae wird das große sackförmige Atrium nach links dorsal verlagert und bildet ein enges kanalartiges Verbindungsstück mit Klappen zum Ventrikel. Vor- und Hauptkammer werden durch den Darm von dorsal auseinandergedrängt. Bei den Petromyzontidae besitzt das Herz schon eine ausgeprägte Doppelkrümmung, so daß das Atrium dorsal und links über dem Ventrikel zu liegen kommt (BUDDENBROCK, 1939).

Die Vorkammer mit lateralen Anhängseln von *Carcharias* sorrah (*Carchariidae*, MÜLLER und HENLE) liegt seitlich des Sinus venosus. Die dünne Wand enthält nur einige Musculi pectinati. In der rechts und kraniodorsal liegenden A-V-Öffnung befinden sich vier kissenartige Aufwüchse, die aus

der Ringmuskulatur erwachsen: zwei große dorsal und ventral, zwei kleinere seitlich. Zwischen Vor- und Hauptkammer hat sich ein *Canalis auricularis* gebildet (NAIR, 1969).

Das Atrium von *Oxygaster gora* (Cyprinoidae) bedeckt ventral den Sinus venosus. Die dicke Wand besitzt rechts, links und kaudal Ausbuchtungen. Die Spongiosa entsteht durch ein Netzwerk starker *Musculi pectinati*, die rostral am dichtesten liegen. Der zentrale Freiraum ist groß und ohne Muskelzüge. Die A-V-Öffnung liegt dorsal auf dem Ventrikel und besitzt vier Klappen: die vordere und hintere Taschenklappe sind groß, die rechte und linke klein und knötchenähnlich mit membranösen Randsäumen. Der Autor nennt sie "rescue valves" (SRIVASTAVA, 1965).

Im Atrium von *Oryzias latipes* (Oryziatidae) befinden sich wenig Trabekel, die aus auffallend langen und dünnen Myokardzellen bestehen (LEMANSKI, 1975). Auf der rechten Ventrikelseite liegt das breite dreieckige Atrium von *Clarias batrachus* (Siluriformes), dessen Spitze den rechten Bulbus mit mehreren Lobuli überlappt. Ventrikelwärts befindet sich die größte Ausbuchtung des weiten Lumens. Die dicke spongiöse Wand wird durch *Musculi pectinati* gebildet, die sich vor allem dorsal verdichten. Das Lumen ist zentral am weitesten und führt in die posteriolateral der Ventrikelfläche liegende A-V-Öffnung. Hier befinden sich vier Klappen: ein Paar dorsal und ein Paar schwächere ventral, deren konkave Seiten zum Ventrikel reichen. Die kleineren Klappen sind durch Muskelzüge verstärkt (*Musculi papillares?*), von denen sehnige Züge konvergierend zur Ventrikelwand reichen (*Chordae tendineae?*). Die beiden kleineren akzessorischen Klappen sind für eine vollständige Rückflußvermeidung wichtig (SRIVASTAVA, 1965).

Das Atrium von *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) enthält am Übergang zum Sinus venosus viel Bindegewebe. An der A-V-Öffnung liegt ein Paar Semilunarklappen, die aus doppeltem Endokard mit einer Bindegewebsachse bestehen und an ihrem Grund durch schmale Muskelstreifen mit dem Myokard

von Vor- und Hauptkammer verbunden sind. Die Muskelzellen sind vor allem in der Vorkammer vakuolenhaltig (SANTER und COBB, 1972). Das große muskulöse Atrium von *Puntius ticto* (Zierbarben) überragt links den Ventrikel und ventrolateral den Bulbus cordis. Der kaudale Teil mit seinen taschenförmigen posterolateralen Ausbuchtungen reicht über die Ductus cuvieri hinaus. Die Trabekel werden durch wenige Muskelbündel gebildet, die aus dünnen Muskelzügen bestehen (SAHAI und CAWLA, 1970).

Bei *Latimeria chalumnae* (Crossopterygii) sowie in der Embryonalentwicklung von *Gymnarchus niloticus* (Gymnarchidae) entstehen durch symmetrische Teilung des Atriums zwei Kammern (ANTHONY et al., 1965). Bei *Latimeria chalumnae* (Crossopterygii) fällt die deutliche Zurücksetzung der A-V-Öffnung mit zwei Klappen auf (ANTHONY et al., 1965).

Bei Dipnoi vereinigen sich die Lungenvenen zu einem unpaaren Stamm, der in die linke Atriumhälfte einmündet und reines oxygeniertes Blut führt. Von der dorsalen Atriumwand springt eine Falte, das Septum atriorum, ins Lumen vor, erreicht aber nicht die ventrale Wand. So wird hier noch das Blut vermischt, wenn es nicht bei der Systole zur Annäherung der Falte an die ventrale Vorhofwand kommt. Das verbrauchte sauerstoffarme Blut gelangt in die rechte Vorkammerhälfte. Das Ostium atrioventriculare liegt unmittelbar hinter dem Ostium arteriosum, zwischen beiden bildet die Wand einen Bulboaurikularsporn nach innen. A-V-Klappen fehlen, aber vom Ostium geht ein Endokardpolster aus, das sich kaudal mit vorspringenden Muskelbalken der Kammerwand verbindet und ein sichelförmiges Interventrikularseptum bildet (STARCK, 1982).

Protopterus aethiopicus (Dipnoi) besitzt kleine A-V-Klappen aus kollagenem Bindegewebe mit einem Knorpelkern. Die bei allen Dipnoi entstehenden kissenartigen Erhebungen werden durch die Muskeln des Septums bewegt (HARDER, 1975).

3.1.3. Ventriculum cordis

Der Ventrikel entsteht aus einer Verdickung der Muskelschicht, die der primären Wand des Herzschauches außen aufgelagert wird. Die dünne innerste Muskellage, die dem Endokard unterliegt und das Lumen direkt umgreift, bildet die Konturfasern (BENNINGHOFF, 1933). Sie entspricht der ursprünglich ältesten Muskellage. Die Kammermuskulatur bildet ein Maschenwerk, das nach außen hin meist eine kompakte Beschaffenheit annimmt (STARCK, 1982).

Das Myokard der Teleostei besteht aus längs und quer verlaufenden Muskelbündeln. Nur aus den letzteren entstehen die Muskelbalken, die das verzweigte Netzwerk bilden. Hier füllen Myofibrillen die Faser fast vollständig aus (KRAUSE, 1923). Im Ventrikel ist die Myokardschicht am dicksten (HARDER, 1975). Sie kann beim Teleosteerherz tubulär, sack- oder pyramidenförmig sein.

Der tubusförmige Ventrikel verläuft in der Längsachse des Bulbus, ohne ihn oder das Atrium zu berühren, und besitzt zylindrischen Querschnitt. Er wurde nur bei vier Arten gefunden: *Merluccius merluccius* (Gadidae)

Molva molva (Gadidae)

Molva dypterygia (Gadidae)

Phycis blennuide (Merluciidae)

Am häufigsten findet man den sackförmigen Ventrikel, der ventral des Bulbus liegt und auch zum Atrium geringen Kontakt besitzt. Ventral zeigt sich meist eine Ausbuchtung mit dreieckigem Querschnitt (z.B. bei vier Pleuronectiden-Arten, neun Gadiden-Arten, drei Trigliden-Arten) (SANTER et al., 1983).

Meist wird der Teleostei-Ventrikel als eine dreiseitige Pyramide mit triangulärer Basis betrachtet, bei der eine Seite dorsal und zwei ventral liegen. Im allgemeinen liegt die Basis kranial und die Spitze kaudal. Bei *Thunnus thynnus* (Scombridae) und *Xiphias gladius* (Xiphiidae) liegt die Basis der Pyramide jedoch kaudal, die Spitze aber kranial.

Aus der Mitte der Basis entspringt der Bulbus. Rostral der A-V-Öffnung liegt in der Mittellinie der Dorsalplatte das Ostium arteriosum (KISCH, 1950).

Arten mit pyramidenförmiger Hauptkammer besitzen ein prozentual größeres Körpergewicht als die beiden anderen. Auch liegt hier der prozentuale Anteil des Herzgewichtes am Körpergewicht relativ höher als das Ventrikelgewicht, verglichen mit sackförmigen und tubulären Formen. Bei der pyramidenförmigen Kammer besteht das Myokard immer aus einer äußeren kompakten und inneren spongiösen Schicht. Die Basis bildet ein gleichseitiges Dreieck, dessen Spitze nach ventral zeigt. Der ganze Ventrikel liegt ventral von Atrium und Bulbus, es besteht großer Kontakt zu diesen beiden Kammern (z.B. bei Scombridae).

Das zirkulär geordnete Myokard von *Carcharias sorrah* (Carcharidae) liegt mit seiner konischen dickwandigen Muskelschicht ventral der Vorkammer. Verschiedene Columnae carneae ragen in das Lumen hinein, so daß eine spongiöse Textur entsteht. Kranial geht das Ventrikelmyokard nahtlos in den Conus arteriosus über (NAIR, 1969).

Der Ventrikel der Elasmobranchii ist unsymmetrisch und nicht einfach einkammerig. Ein dicker Trabekel von der Herzbasis zur Herzspitze bildet ein unvollständiges Septum, das die Kammer in zwei Abteilungen unterteilt. Das Foramen liegt nahe der Spitze und ventral. Die A-V-Öffnung befindet sich basisnah und links auf der dorsalen Platte, z.B. bei *Mustelus canis* (Triakidae), *Carcharias obscurus* (Carcharidae), *Torpedo ocellata* (Torpedinidae). Bei *Raja erinacea* (Rajidae) und *Desiatis centurus* (Myliobatoidae) befindet sich eine bandartige Verbindung zwischen dorsaler Ventrikelspitze und Perikard, das wahrscheinlich von Gefäßen durchzogen wird. Der linke Ventrikel enthält die A-V-Öffnung und erhält das Blut über den Sinus venosus aus den Venen, der rechte Teil führt das Blut in den Bulbus ab (KISCH, 1950).

SANTER (1980) fand bei 14 untersuchten Elasmobranchierherzen eine Aufteilung in eine äußere Kompakta und eine innere trabekuläre Schicht. Die kompakte Muskelschicht war bei *Raja clavata* (Rajidae) und *Squatina squatina* (Squatinidae) am stärksten.

CIMINI et al. (1983) untersuchten den Ventrikel von vier Fischen: *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae), *Alopias vulpinus* (Alopiidae), *Xiphias gladius* (Teleostei Xiphiidae), *Thunnus thynnus* (Scombridae). Die Herzen der beiden letzten Arten besitzen ein Myokard von gemischtem Typ aus Kompakta und Spongiosa, die klar voneinander abgetrennt sind. Bei allen vier Fischen konnten keine Unterschiede in der Feinstruktur des Maschennetzes und der verbindenden Zellen festgestellt werden. Die Kompakta betreffend zeigten sich vier Organisationsstufen. Es besteht dabei ein Zusammenhang zwischen der Dichte der Kompakta, der Stratifikation des Myokards und der Komplexität ihrer Zusammenarbeit. Bei *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae) ist die Corticalis sehr dünn, die Orientierung der Myokardfibrillen zeigt ein einfaches architektonisches Grundprinzip. Bei *Alopias vulpinus* (Alopiidae) findet man eine höher organisierte Kompakta, die mit einer größeren Dichte einhergeht. Drei Myokardbündel mit unterschiedlicher Faserorientierung lassen sich ausmachen. Es gibt mehr verbindende interfaszikuläre Zellen. Bei *Xiphias gladius* (Xiphiidae) und *Thunnus thynnus* (Scombridae) zeigt sich dieses Prinzip noch deutlicher. Die Muskelbündel - besonders beim Thunfisch - sind eng verbunden und verwoben, mit zirkulär angeordneten Fasern in der Corticalismitte, longitudinalen subepikardial und unter der Spongiosa. Das gesamte Myokard ist dicker und besser vakularisiert.

Nur 20 von 93 untersuchten Teleosteerarten besitzen eine Kompakta, am stärksten bei *Thunnus obesus* (Scombridae) und *Engraulis encrasicolus* (Clupeidae). Man schließt daraus, daß eine Kompakta nur bei Arten auftritt, die hohe Energien aufbringen müssen (lange Wanderungen, schnelles Schwimmen usw.). Auch durch das Fehlen einer Schwimmblase muß ein

Fisch oft viel Energie zum Auftauchen aufwenden. Eine Ausnahme bilden große Fische, die trotz größter Leistungen keine Kompakta besitzen (OSTADAL und SCHIEBLER, 1971).

Bei *Acipenser stellatus* (Acipenseridae) liegen die parallelen Myokardzellen eng aneinander mit vielen interzellulären Verbindungen: quer die *Disci intercalares* und lateral meist Desmosomen sowie undifferenzierte Kontaktstellen auf Höhe der Z-Banden. Am Sarkolemm fallen inserierende Filamente auf, die keine Korrespondenz zu Nachbarzellen besitzen (MYKLEBUST und KRYVI, 1979).

Der Ventrikel von *Oxygaster gora* (Cyprinoidae) wird dorsal und dorsolateral vom Atrium bedeckt. Er ist spongiös mit deutlichen *Columnae carnaeae*. Mit dem Bulbus wird er durch eine vertikale Rinne verbunden, in der sich zwei laterale Taschenklappen befinden (SRIVASTAVA, 1965).

Die Trabeculae bei *Oryzias latipes* (Oryziatidae) bilden viele Anastomosen, die dem Ventrikel ein spongiöses Aussehen verleihen. Sie entspringen an der Myokardwand und führen wieder dorthin zurück (LEMANSKI, 1975).

Peripher sind die Muskeln der konischen Kammer von *Puntius ticto* (Zierbarben) dick und kompakt, am Lumen formen feine spongiöse Muskelzüge die *Columnae carnaeae*, die drei Kammerhöhlen entstehen lassen. Diese liegen anterodorsal, kranioventral und posterolateral. Die von einem Ringmuskel umgebene Öffnung zum Bulbus enthält ein bulbuswärts gerichtetes Klappenpaar (SIHAI und CAWLA, 1969).

Der mangoförmige Ventrikel von *Clarias batrachus* (Siluriformes) liegt links des Atriums und wird nur auf seiner rechten Seite von ihm überlappt. Die dicke muskulöse Wand ist spongiös mit vielen Muskelsäulen und Gruben. Seitlich der ventrikulobulbären Öffnung befinden sich zwei semilunare Taschenklappen (SRIVASTAVA, 1965).

Die Ventrikelwand von *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) wird aus einer äußeren Wandschicht ohne ausgeprägte Koronarien und inneren Trabeculae gebildet, die dicker als

im Atrium sind. Der Myokardzelldurchmesser ist mit 3,5 - 5,5 μm sehr gering. Die Zellen besitzen neben den üblichen Organellen mehr Filamente und Mitochondrien als die Vorkammer sowie viele Vesikel unbekannter Funktion. Die Sarkomere sind 1,4 - 2,0 μm lang und weisen A-I-Z-Banden auf (SANTER und COBB, 1972).

Durch das Atrium wird der Ventrikel von *Latimeria chalumnae* (*Crossopterygii*) nicht so sehr bedeckt wie bei anderen primitiven Fischen. Der Ventrikel besitzt nur ein sehr kleines Lumen, das von einer äußeren Kompakta und einer inneren Muskelschicht mit Vertiefungen begrenzt wird (ANTHONY et al., 1965).

Bei den Dipnoi besteht eine symmetrische Teilung des Ventrikels in zwei Kammern durch ein bindegewebiges interventrikuläres Septum. Die Ventrikelwand wird durch ein Maschenwerk von Muskelbündeln mit Konturfasern gebildet. Eine dünne äußere Corticalis bedeckt die Spongiosa, sie fehlt bei *Gavus*. Sie besteht aus zirkulär, longitudinal und spiralig verlaufenden Fasern. In der dorsalen Wand befindet sich die A-V-Öffnung (ANTHONY et al., 1965).

3.1.4. Conus arteriosus bzw. Bulbus arteriosus bei Teleostei

In der Literatur wurde der Conus arteriosus früher als Branchialarterie bezeichnet (HOME, 1813). Heute werden auch die Bezeichnungen Bulbus arteriosus, Bulbus aortae und Bulbus cordis verwendet (PARSONS, 1929). GEGENBAUR (1856) stellt in seiner "Vergleichenden Anatomie des Herzens" die letzte Kammer betreffend bei verschiedenen Fischen Unterschiede fest. Er bezeichnet den Anfang des Stammes der Kiemenarterie als Bulbus arteriosus. Dieser stellt eine selbständige Verlängerung der Hauptkammer mit unabhängiger Muskulatur dar. Er ist bei den Ganoiden am einfachsten entwickelt, bei den Selachiern schon etwas erweitert. Bei den Knochenfischen ist dieser Abschnitt kürzer mit einem weni-

ger ausgebildeten Klappenapparat und wird hier erstmals Conus arteriosus genannt: "...Ich bezeichne diesen Theil als Conus arteriosus, da er dem gleichnamigen Abschnitte der Kammer der höheren Wirbelthiere entspricht...". Ein Teil des vom Conus arteriosus entspringenden Arterienstammes hat sich hier in den besonderen Bulbus arteriosus umgewandelt. GEGENBAUER's Nomenklatur (1856) wurde allgemein angenommen.

Der Conus arteriosus besitzt Herzmuskelgewebe in seiner Wand und kontrahiert sich am Ende der Kammersystole. In seinem Inneren befinden sich Längswülste, aus denen sich Klappen entwickeln können. Der Rückstrom von Blut aus dem Anfangsteil der Aorta, dem Truncus arteriosus, während der Kammerdiastole wird verhindert, indem die Muskelwand des Conus bei ihrer Kontraktion die Längswülste einander bis zum Verschuß der Lichtung annähert (BUDDENBROCK, 1939).

Nach HARDER (1975) ist die Bezeichnung Conus arteriosus falsch, da keine Übereinstimmung zwischen dem Conus der Säuger oder deren Bulbus arteriosus besteht. Hier wird der Herzabschnitt, der über das Ostium arteriosum aus dem Ventrikel hervorgeht, immer als Bulbus cordis bezeichnet.

Bei Selachiern, Lungenfischen und Stören sowie Amia und Lepidosteus folgt auf den Ventrikel statt des Bulbus cordis der Conus arteriosus. Rundmäuler und Knochenfische besitzen keinen Conus arteriosus, sondern eine zwiebel förmige Aortenverdickung, den Bulbus aortae (SUWOROW, 1959).

Man hat sich darauf geeinigt, daß alle im Perikard liegenden Teile zum Herzen gehören. Im Gegensatz dazu steht die Annahme, der Bulbus arteriosus sei ein Bestandteil der ventralen Aorta, der sekundär nach hinten plaziert wurde. Diese Aussage von BOAS (1901) wird vielfach akzeptiert.

Conus arteriosus sollte einfach für die Bezeichnung des vorderen Abschnittes des primitiven Herztubus verwendet werden (PARSONS, 1929). Der Begriff Conus arteriosus wird heute allgemein benutzt, um den kopfseitigen Teil des Fischherzens zu bezeichnen, der zwischen Ventrikel und vorderer Grenze des Perikardialraumes verbindet.

Nach KISCH (1950) kontrahiert sich der Bulbus cordis bei Selachiern selbständig. Er ist muskulös und manchmal so lang wie der Ventrikel. Nur dieser muskulöse Teil des auf den Ventrikel folgenden Herzabschnittes und sein Klappenapparat sind der Bulbus cordis. Bei Knochenfischen gibt es keinen solchen. Statt dessen ist hier der Conus arteriosus ausgebildet oder, wenn er zwiebförmig und rein bindegewebig ist, der Bulbus arteriosus.

Bei Fischen kann eine Tendenz zur Reduzierung der kontraktiven Funktion des Conus arteriosus und Minimierung der Klappen in Ventrikelrichtung festgestellt werden. Dies ist schon innerhalb der Elasmobranchii erkennbar. Bei den Teleostei ist der Prozeß soweit fortgeschritten, daß am Conus-eingang nur noch ein Klappenpaar steht. Diese Kammer besitzt keine Myokardschicht mehr. Die Anzahl und Anordnung der Endokardklappen bei den Cyclostoma entspricht der der Teleostei (PARSONS, 1929).

Am Ostium arteriosum geht der Ventrikel in den Bulbus cordis über, welcher sich bei verschiedenen Fischen verändert. Ursprünglich ist er von den anderen Herzabteilungen getrennt, besteht aus Herzmuskelzellen und hat einen unabhängigen Schlagrhythmus. Die Wand besteht aus einer dicken Herzmuskelschicht mit vielen longitudinalen Klappenreihen. Die typische Form des Bulbus ist die eines langen Fasses, charakteristisch für Elasmobranchii, Holocephali, Chondrostei, Teleostei und Dipnoi. Distal des Bulbus folgt der Truncus arteriosus, der den ersten Abschnitt des Arteriensystems darstellt, da nur glatte Muskelzellen in seiner Wand liegen.

Bei den Teleostei ist der erste Abschnitt der Bulbus arteriosus, der Bulbus cordis ist hier zurückgebildet. Es bleiben lediglich die distalen Klappenreihen. Nur selten, z.B. bei Clupeoidei, bleiben zwei Klappenreihen. Bei Salmo und wenigen anderen Fischen finden sich zu diesen noch zwei zusätzliche Reihen. Somit ist der Bulbus arteriosus eine zwiebförmige Anschwellung des Truncus arteriosus. Da er

aus glatten Muskelzellen besteht, kann er sich nicht so schnell wie die anderen Herzkammern kontrahieren. Der Bulbus arteriosus enthält viel elastisches Bindegewebe und ist deshalb sehr elastisch. Er fängt die Druckwellen aus dem Ventrikel auf und schwächt sie ab. Diese Transformation ist wichtig, da das Herz nah an den Kiemen liegt, die empfindlich auf Druckveränderungen reagieren. Die glatte Muskulatur bewegt das Blut nicht voran, aber hilft, an den arteriellen Blutdruck anzugleichen. Der Bulbus cordis erfüllt den gleichen Zweck, ist aber aktiver und verbraucht mehr Energie. Bei primitiven Teleostei (Albulidae, Elopiformes) verschmelzen Bulbus arteriosus und Bulbus cordis und bilden eine eigene Herzabteilung (HARDER, 1975).

Der Conus arteriosus wird in Fließrichtung von Längs- und Querreihen halbmondförmiger Klappen durchzogen. Bei einigen niederen Knochenfischen (Torpedo ocellata (Torpedinidae), Albula vulpes (Albulidae), Megalops atlanticus (Megalopidae)) besteht noch ein Rest von zwei zusätzlichen Klappenreihen, Heterotis und Notopterus besitzen eine zusätzliche Reihe (SUWOROW, 1959).

Beim Bulbus arteriosus der Mormyriiformes gibt es Divertikel (HYRTL, 1856). Gymnarchus niloticus (Gymnarchidae) hat vier Divertikel, die sich zwei- bis viermal verzweigen, die Mormyridae haben nur einen. Histologisch sind die Divertikel gleich dem Bulbus arteriosus aufgebaut. HYRTL (1859) bemerkt, daß der Bulbus arteriosus umso größer ist, je näher das Herz den Kiemen ist. Bei Mormyriiformes liegt das Herz sehr weit vorne, bei Gymnarchus niloticus (Gymnarchidae) zwischen dem zweiten und dritten Kiemenbogen. Bei Cypriniden und Siluriden liegt das Herz sehr weit vorne, der Bulbus ist damit groß. Bei Anguillidae ist das Herz weit hinten, der Bulbus klein; genauso bei Symbranchiiformes. Die Agnatha besitzen einen Bulbus arteriosus mit zwei Klappen (HARDER, 1975).

In den einzelnen Gruppen der Fische stellt sich der Conus arteriosus wie folgt dar:

Cyclostomata:

Wie bei den Teleostei ist auch bei den Cyclostomen kein Conus arteriosus, sondern ein Bulbus arteriosus ausgebildet (BOAS, 1922). Man findet rechts und links ein Klappenpaar. Das Herz der Myxinoidea besitzt nur einen wenig ausgeprägten Bulbus, aus dem über den Truncus arteriosus die Aorta ventralis hervorgeht.

Elasmobranchii:

Bei den Elasmobranchii ist der Conus arteriosus dickwandig und besitzt ein weites Lumen. Er kontrahiert sich sehr langsam, aber rhythmisch. Muskelfasern verschmelzen übergangslos mit dem Ventrikel. Das Endokard ist gut entwickelt und wirft Falten von einem Ende des Conus zum anderen, die sich zu Klappen entwickeln. Dabei kommt es zu einer unterschiedlichen Anzahl verschiedener Längsreihen: an der Ventrikelquerreihe vier, rostral nur noch drei Reihen. Die Klappenanzahl ist nach GEGENBAUR (1866) nur in der ersten und vierten Querreihe konstant. *Raja batis* (Rajidae) besitzt fünf Klappenlängsreihen, *Raja clavata* (Rajidae) vier, *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae) zwei bis drei, *Pristiurus* (Scyliorhinidae) zwei. Man sieht also bei den Elasmobranchii eine Tendenz zur Myokardreduktion und Verkleinerung der Klappenanzahl pro Reihe.

Chondrostei:

Bei Knorpelfischen ist der Conus am deutlichsten ausgebildet. Er enthält distal drei bis fünf Längswülste, an die sich ventrikelwärts Längsreihen von Klappen anschließen können. Die Einzelklappen stehen zugleich nebeneinander in mehreren Querreihen. Sie bestehen aus zungenförmig vorstehenden Endokardverdickungen; das wechselt stark bei verschiedenen Gruppen (BUDDENBROCK, 1939). *Acipenser stellatus*

(Acipenseridae) zeigt drei Längsreihen, die Zahl der Querreihen ist bei ihm nicht konstant (1.Längsreihe mit bis zu 4 Querreihen, 2.Längsreihe mit 5-6 Querreihen, 3.Längsreihe mit 4-5 Querreihen). Es besteht ein breiter freier Raum zwischen erster und zweiter Reihe. Bei *Scaphirhynchus albus* (Scaphirhynchidae) und *Amia cadra* (Actinopterygii) weicht das Myokard zurück, bei *Amia cadra* (Actinopterygii) sind bereits glatte Muskelzellen eingelagert (PARSONS, 1929).

Bei *Heterodontus Portus Jacksoni* (Heterodontidae) wird der Conus arteriosus von einer dünnen Muskelschicht über einer elastischen Fibrosa gebildet. Er besitzt obere, mittlere und untere Conusklappen, die aus jeweils drei Semilunarklappen bestehen. Die mittleren und tieferen unterscheiden sich von den oberen: Sie sind kleiner, können das Lumen nicht ganz schließen, ihre freien Enden sind durch Chordae tendinae an der Wand befestigt und in kleinere Lappchen unterteilt. Es konnte ein exakter Zyklus festgestellt werden:

1. Conussystole: der Zeitraum zwischen Schluß der tieferen und oberen Klappen;
2. Conusdiastole: wenn die oberen Klappen geöffnet sind und Verbindung mit der Aorta besteht.

Es liegt die Hypothese nahe, daß der Conus arteriosus dazu dient, die Schließung der oberen Klappen so lange hinauszuschieben, bis der negative intraperikardiale Druck, hervorgerufen durch den Ventrikelausstoß, auf einen tieferen Wert fällt (SACHELL und JONES, 1967).

Holostei:

Holostei, wie auch Teleostei, haben eine von den Knorpelfischen abweichende Entwicklungsrichtung eingenommen. *Amia cadra* (Actinopterygii) zeigt bereits eine deutliche Verkürzung des Conus, das herznahe Ende des Truncus arteriosus ist zu einem Bulbus arteriosus erweitert. Seine Wand enthält kein Herzmuskelgewebe, sondern ist eine echte periphere Arterienwand. Die Fähigkeit zur rhythmischen Eigenkontraktion fehlt, der Bulbus arteriosus besitzt passive Wind-

kesselfunktion. Die Zahl der Klappen wird reduziert. Sie sind als passiv betriebene Ventile nicht mehr von der Kontraktion der Bulbuswand abhängig. Der Conus wird zwar embryonal noch angelegt, erfährt aber dann eine nahezu vollständige Reduktion. Reste sind nur noch gelegentlich nachweisbar (BUDDENBROCK, 1939).

Teleostei:

Bei den Knochenfischen haben einige aus der Heringsfamilie einen deutlichen Herzkegel mit höchstens zwei Klappenreihen. Meistens besitzt der Bulbus arteriosus bei Knochenfischen nur eine Querreihe aus zwei gegenüberliegenden Klappen, ohne Muskelzellen. Am Vorderende entspringt ein Kiemenarterienstamm. Diese Anschwellung ist, wie die Ventralaorta, weißlich mit glatten Muskelzellen, während der Conus rot erscheint, mit quergestreiften Muskelzellen (BOAS, 1922).

Der Bulbus kontrahiert sich nicht rhythmisch, eine Myokardschicht fehlt. Dies entsteht durch ihre Reduktion (=Rückzug in den Ventrikel) oder durch verstärktes Wachstum der vorgelegerten Schicht. Der Bulbus besteht aus straffem Bindegewebe mit elastischen Fasern. Bei Tarpon und Symbranchus verlaufen Trabeculae von einem Kammerende zum anderen. Bei anderen Fischen ist die Innenfläche ganz glatt. Nach GEGENBAUR (1866) besteht ein Trend von Trabekeln zu einer glatten Oberfläche. Beim Lachs sind die Trabekel nur noch flach und werden basal ganz glatt. Die Zahl der ursprünglich angelegten Endokardwülste vermindert sich im allgemeinen zu zwei Klappen (PARSONS, 1929).

Am Bulbus arteriosus von *Puntius ticto* (Zierbarben) verlaufen Muskelfasern vorwiegend longitudinal, die das Lumen in drei Abschnitte unterteilen. Die Öffnung zum Ventrikel liegt im linken Kanal, der dorsomediane Kanal ist groß und verschmilzt rostral mit dem rechten dorsolateralen Kanal (SAHAI und CAWLA, 1969).

Clarias batrachus (Siluriformes) besitzt einen muskulösen Bulbus arteriosus mit feinen Längsfalten. Der weite zwielförmige Tubus mündet rostral in die kleine ventrale Aorta. Die Wand ist rein fibrös, an der Basis liegen oft Fett-Depots. Die konkaven Klappenseiten zeigen zum Bulbus (SRIVASTAVA, 1969). An der Innenseite des Bulbus arteriosus von *Oxygaster gora* (Cyprinoidae) liegen ventral mehr Muskelfalten, so daß die dorsale Seite dünner erscheint (SRIVASTAVA, 1966). Bei *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) ist der Bulbus sehr elastisch. In den Muskelzellen fallen viele kleine Mitochondrien und Lipidgranula auf. Im Inneren dieses Herzabschnittes finden sich viele Taschenklappen (SANTER und COBB, 1972).

Crossopterygii:

Bei *Polypterus bichir* (Polypteridae) reicht das Myokard nach rostral bis ans Perikard. Sechs endokardiale Kämme teilen sich in eine Vielzahl von Klappen. GEGENBAUR (1866) beschreibt neun Klappenquerreihen, dazwischen mehrere Reihen kleinerer Klappen. Die dorsale Klappe ist bereits rostral reduziert und zeigt Tendenz zur Eliminierung (PARSONS, 1929).

Latimeria chalumnae (Crossopterygii) besitzt einen gut entwickelten Conus arteriosus mit vier Klappen Längsreihen aus jeweils sechs Klappen. Er liegt in der Sagittalen etwas schräg, ist lang, zylindrisch, mit einer dünnen Muskelschicht. Der dünne fibröse Bulbus arteriosus embryonnaire stellt die Verlängerung des Conus arteriosus dar. Aus ihm führt der gemeinsame Stamm der ersten, zweiten, dritten und vierten Branchialarterie nach dorsal und ventral (ANTHONY et al., 1965).

Lungenfische:

Der Conus arteriosus der Polypteriformes ist besonders lang, die Zahl der Klappen in ihm vermehrt. Eine Spiralklappe, und damit die Sonderung eines Lungenkreislaufes vom Körper-

kreislauf, fehlt. Bei Lungenfischen pulsiert der Bulbus mit dem anschließenden Gefäßstamm selbständig, hat aber keine einzelnen Klappen mehr, sondern ist in Längsrichtung von einem langen spiraligen Septum durchzogen. Es ist auf der dem Herzen zugewandten Seite so mit der Bulbuswand verwachsen, daß die Herzkammer nur mit dem dorsalen Cavum aorticum in Verbindung steht. Nur über ihn kann ausströmendes Blut das ventrale Cavum pulmocutaneum erreichen. Der kranial an den Bulbus anschließende Truncus arteriosus zerfällt durch das Septum impar principale in zwei völlig getrennte Hälften, die sich auf paarige Trunci fortsetzen: die dorsale kommuniziert mit dem Cavum pulmocutaneum, die ventrale mit dem Cavum aorticum.

Der Conus enthält bei *Epiceratodus asteri* (Ceratodidae) und *Protopterus aethiopicus* (Lepidosirenidae) mehrere Längsreihen von Taschenklappen. Bei *Protopterus aethiopicus* (Lepidosirenidae), mit dem kompliziertesten Herz der Lungenfische, differenziert sich eine dieser Reihen zu einer spiralig verlaufenden Falte. Die freien Taschenklappen sind weitgehend zurückgebildet. Im distalen Abschnitt des Conus tritt eine zweite Spiralfalte an der dorsolateralen Wand auf, die sich über die primäre Falte legt und mit dieser verschmilzt (BUDDENBROCK, 1939).

Der gesamte Conus arteriosus ist bei den Dipnoi spiralig gewunden (BOAS, 1922). Die äußere Form kann auch gefaltet sein oder einer Doppelflexur entsprechen (PARSONS, 1929). Die Myokardwand gleicht histologisch dem Ventrikel. Nach der ersten Flexur wird sie dünner und bleibt so bis zum Perikard. An der Innenseite liegt eine Muskelschicht, die wie die Wand der Aorta ventralis aus glatten Muskelzellen besteht. Die Klappen sind hier wieder zu primitiven Endokardwülsten geworden (PARSONS, 1929).

Generell sind in der Conusentwicklung zwei Richtungen zu beobachten:

1. Eine voll muskulär entwickelte Conuswand mit Tendenz zur Multiplizierung der Klappen und Beibehaltung der Kontrak-

tilität; dies führt zu einer Herausbildung einer größeren Komplexität (Elasmobranchii, Chondrostei, Holostei, Crossopterygii, Dipnoi).

2. Die Reduktion des Klappenapparates, verbunden mit der Aufgabe der Kontraktilität, um eine größere Einfachheit des Organs zu erzielen (Cyclostomata, Teleostei).

3.2. Pericardium

Das Epikard als Lamina visceralis und das Perikard als Lamina parietalis des Herzbeutels, Pericardium, sind seröse Häute, die die Herzbeutelhöhle, Sinus pericardii, einen serösen Spaltraum, auskleiden. Das Perikard besteht aus einer Lage platter Epithelzellen. Darunter liegt im serösen Bindegewebe eine derbe Kollagenfaserplatte, die durch Bindegewebszüge mit der weiteren Umgebung verbunden ist. Der Umschlagsrand zwischen viszeralem und parietalem Blatt liegt an den Gefäßen der Herzbasis (HADORN, 1978).

Wie bei allen Wirbeltieren hat das Perikard auch beim Fisch drei Aufgaben (TRAUTMANN, 1976):

1. Fixierung des Herzens
2. Schutz vor Herzüberdehnung
3. Gewährleistung eines leichten Gleitens des Herzmuskels bei seinen Bewegungen in der Perikardhöhlenflüssigkeit.

Der Herzbeutel beherbergt in seiner Höhle das Herz sowie die Ursprungs- und Mündungsabschnitte der ab- und zufließenden Gefäße. Seine Form entspricht der Gestalt, seine Weite den funktionsbedingten Volumenänderungen des Herzens. Dem Perikard liegt innen ein kapillarer Spalt, der mit einer serösen Flüssigkeit benetzt ist, an. Das Perikard läßt sich erst nach Perforation und Lufteinstrom vom Herzen abheben.

Ventral schließt sich der Herzbeutel an das Medianseptum an, seitlich wird er von der äußeren Kiemensackmuskulatur umgeben. Die kaudale Begrenzung bildet das Septum transversum.

In der Wand des Herzbeutels von *Petromyzoniden* befindet sich rostral eine Anzahl von Knorpelspangen, die die direkte Fortsetzung der Kiemenknorpel darstellen. Zwischen Kammer und Vorkammer verschmelzen die Spangen zu einer das Herz vollständig umgebenden Knorpelschale. Die einfachen Wirbeltierherzen sind durch Bindegewebsbänder, die *Ligamenta cardialia* mit der Körperwand und dem Perikard verbunden. Sie stellen keine Mesokardreste dar, sondern sind Epithelauswüchse von Epi- oder Perikard. Sie sind bei Rochen und Aal noch sehr gut sichtbar. Bei *Amia cadra* (*Actinopterygii*) sind nur noch 1-2 Muskelstreifen übrig geblieben. Durch die *Ligamenta* wird das Herz nicht nur mit dem Herzbeutel, sondern auch ein Herzabschnitt mit dem anderen verbunden.

Beim Neunauge befindet sich ein Band zwischen dem rechten Ventrikel und dem Perikard, das schon ab 30 mm Körperlänge entwickelt ist. Das linke Atrium wird mit drei Fasern an die Körperwand geheftet. Gleiche Verhältnisse findet man bei den *Myxinidae*. Bei der Schmerle sind fast das gesamte Atrium und Ventrikel mit dem Perikard verbunden. Der Stör besitzt 2-6 Ligamente, die untereinander mit Kollagenfasern verbunden sind. Bei *Muraena anguilla* (*Muraenidae*) findet man mehr als 20 Verbindungen. Der Aal zeigt zwei Reihen parallel verlaufender Bänder auf dem Ventrikel, die zum Perikard führen. Auch der Bulbus ist so mit der Kammer verbunden, ebenso das Atrium, sowie der Ventrikel und das Atrium mit dem Bulbus.

Raja clavata (*Rajidae*) besitzt ein V-förmiges Band:

- a) vom Eintritt des *Ductus cuvieri* ins Perikard und über den dorsalen Ventrikel zur kaudalen *Ductus*-Grenze;
- b) vom *Sinus venosus* über den ventralen Ventrikel zur dorsalen Hauptkammer;
- c) vom *Ductus*-Eintritt über den *Pericardio-Peritonealkanal* zum ventralen *Conus arteriosus*.

Bei *Myxiniden*, *Ammocoeten*, *Selachiern*, *Chimaeriden* und *Stören* ist die Herzhöhle durch ein bis zwei Kanäle mit der

Körperhöhle verbunden. Diese Verbindung ist auch bei den Larven der Neunaugen vorhanden, verschwindet aber bei erwachsenen Neunaugen (SUWOROW, 1959).

Die Holostei *Amia cadra* (Actinopterygii) und *Lepisosteus osseus* sowie *Polypterus bichir* (Polypteridae) zeichnen sich durch ein sehr festes Perikard aus (BONE und MASHALL, 1985). Bei den Teleostei besteht das Perikard aus retikulärem Bindegewebe mit spärlichen kollagenen und feinen elastischen Fasern (KRAUSE, 1923). Das Perikard von *Puntius ticto* (Zierbarben) ist auffallend dick (SAHAI und CAWLA, 1970), bei *Oryzias latipes* (Oryziatidae) dagegen dünn und pigmentiert (LEMANSKI, 1975). *Latimeria chalumnae* (Crossopterygii) besitzt eine große Perikardhöhle, in der das Herz leicht dorsal gekrümmt exakt in der Medianen liegt. Eine peritoneal-perikardiale Verbindung, die dem dorsalen embryonalen Mesokard entspricht, führt durch das Septum transversum (ANTHONY et al., 1965).

3.3. Herzklappen

Aus dem Endokard entstehen die Herzklappen, die durch eine Rückschlagventil-ähnliche Wirkung das Blut am Rückfluß hindern, so daß der Blutstrom nur in eine Richtung möglich ist. Bei den Teleostei entstehen die Klappen durch eine doppelte Endokard- mit einer zentralen Bindegewebsschicht, die an ihrem Grund im Myokard durch schmale Muskelstreifen verankert ist. Dünne Muskelzüge, die zur anderen Wandseite ziehen, die Chordae tendinae, verhindern den Rückschlag der Klappen, während die nachfolgende Kammer sich kontrahiert (HARDER, 1975). Bei Phagiostomen dagegen besteht kein Zusammenhang mit der darunter liegenden Muskulatur (KRAUSE, 1923).

Klappen befinden sich im Fischherzen in unterschiedlicher Anzahl an drei Stellen, dem Ostium sinoatriale, dem Ostium

atrioventriculare und dem Ostium arteriosum:

1. Das Ostium sinoatriale (= Ostium venosum) wird durch Sinus- oder Sinoatrialklappen geschlossen, die aus dem Endothel von Sinus und Atrium entstehen. Die enge S-A-Öffnung ist die Basis dieser Endokardfalten am Übergang zwischen Sinus und Atrium. Bei *Anguilla anguilla* (Anguillidae) und *Acipenser stellatus* (Acipenseridae) können diese Klappen in zwei bis drei kleinere unterteilt werden (HARDER, 1975).
2. Das Ostium atrioventriculare wird im allgemeinen von zwei gleichgroßen Klappen umsäumt, die über dem Muskelring zwischen Atrium und Ventrikel inserieren. Bei *Oxygaster gora* (Cyprinidae) fand SRIVASTAVA (1966) zwei Klappenpaare: vorne und hinten normal große, links und rechts jedoch zwei kleine knötchenähnliche Klappen mit freien membranösen Rändern. Der Autor nennt diese Klappen "rescue valves".
3. Am Ostium arteriosum und fortlaufend im gesamten Bulbus cordis inserieren viele longitudinale Klappenreihen, die aus länglichen Endokardausbuchtungen entstehen (HARDER, 1975).

Die distalen und proximalen Conusklappen sind meist die größten. Dies ist typisch für Elasmobranchii mit drei bis vier Klappen Längsreihen und drei bis fünf Querreihen im Conus arteriosus. Bei den Chondrostei sind Zahl und Lage der Klappen unterschiedlich. Der Stör besitzt drei bis fünf Querreihen, *Lepisosteus osseus* zeigt sieben große und fünf kleine Längsreihen mit acht Querreihen (HARDER, 1975).

Im Sinus venosus von Lungenfischen findet man eine große Spiralklappe, die zu ähnlichen Blutströmungsverhältnissen wie bei Amphibien führt. So enthält das Blut der vorderen Kiemenarterie von *Protopterus aethiopicus* (Lepidosirenidae) zehn Teile Pulmonalblut und einen Teil Blut aus der Vena cava (BONE und MASHALL, 1985).

4. Feinstruktur des Fischherzens

Die vier Herzkammern beim Fisch bestehen jeweils aus drei Schichten, die in den verschiedenen Kammern fast identisch sind:

1. Endokard, die innere Auskleidung des Herzens und damit die Begrenzung des Herzlumens;
2. Myokard, die dickste Schicht dieses Organs, die aus typischem Herzmuskelgewebe mit eingelagerten funktionellen Systemen, wie Blutgefäßen und Nerven, besteht;
3. Epikard, die äußere begrenzende Hüllschicht des Herzens.

4.1. Endokard

Die innerste Schicht des Herzens, das Endokard, besteht aus einem einschichtigen Endothel und einer darunter liegenden Bindegewebsschicht, die die Verbindung zum Myokard darstellt.

Die Endokardzelle der Teleostei besteht aus einem Hauptteil mit Kern und einem breiten Basalkern mit teilweise weiten Ausläufern. Die Endokardzellen bei *Chimaera monstrosa* L. (*Holocephali*) sind 0,1 - 0,5 µm dünn und besitzen eine gewellte innere Oberfläche. Sie sind durch Desmosomen an den Zellgrenzen miteinander verbunden. Im Zytoplasma liegen viele Vakuolen, glattes und rauhes endoplasmatisches Retikulum, wenig Mitochondrien und ein großer Nukleus. Die Zellen liegen auf einer elektronendichten Basalmembran (BERGE, 1979).

Im Endokard von *Oryzias latipes* (Zahnkarpfen) verzweigen sich die Endokardzellen dreidimensional und bilden so eine fortlaufende Schicht metabolisch aktiver Zellen. Der Kern ist hier unregelmäßig mit wenigen Nukleoli. Man findet einige Ribosomen, einen gut entwickelten Golgi-Apparat und viele kleine Mitochondrien. Aus dem zahlreichen Vorhandensein von rauhem endoplasmatischem Retikulum läßt sich eine aktive Proteinsynthese ableiten. Im Zytoplasma liegen außerdem elektronendichte amorphe oder filamentöse Körperchen, die Filamente enthalten können (LEMANSKI, 1975).

Die Endokardzelle des Neunauges besitzt einen großen, das Zytoplasma hochwölbenden Kern, große Mitochondrien, lange endoplasmatische Retikulumkanäle mit Granula, freie Ribosomen sowie viele Vesikel, die mit dem Extrazellulärraum in Verbindung stehen. Diese pinozytotischen Vesikel befinden sich an beiden Seiten der Zelle. Im Zytoplasma liegen außerdem ein großer Golgi-Apparat und Lysosomen (KILARSKI, 1964).

Im Zytoplasma der Endokardzelle von *Ammodytes tobianus* L. (Petrymyzonidae) finden sich neben den üblichen Organellen membranumhüllte Vesikel von 120 - 170 µm Durchmesser mit radial ansetzenden "Haaren" an der Oberfläche (KILARSKI, 1964).

LEKNES (1981a) untersuchte die Herzen verschiedener Teleostei und fand dabei bei *Cichlasoma meeki* (Cichlidae) zwei Endokard-Zelltypen:

1. Zellen mit vielen Vesikeln, die eine borstige Hülle besitzen, mit glattem endoplasmatischem Retikulum und einigen 1 - 2 µm großen Körperchen im Zytoplasma, wo sich auch elektronendichte Granula befinden.
2. Zellen, die wenig endoplasmatisches Retikulum, aber viele 150 - 300 nm große elektronendichte Körperchen enthalten, sowie viele Ribosomen, aber keine elektronendichte Granula.

Im Endokard der Atrioventrikularklappen findet man nur die zweite Zellart.

Die Endokardzellen von *Corydoras aeneus* (Callichthyidae) sind reich an Ribosomen, haben ein schwach entwickeltes endoplasmatisches Retikulum, wenige Vesikel mit borstiger Oberfläche und keine Granula in ihrem Zytoplasma. Im Bereich des Bulbus arteriosus sind die Zellen auffallend flach und dringen mit ihren dünnen Ausläufern des Basalteils tief zwischen das darunterliegende Bindegewebe ein. Im peripheren Zytoplasma liegen zahlreiche 100 nm große Vesikel mit feiner Membran (LEKNES, 1981).

Die Endokardzelle von *Gadus morrhua* (Gadidae) ist am Kern 4 - 8 μm hoch, ihr basaler Teil immer erweitert. Der Hauptteil kann halbmondförmig erhaben sein. Im Zytoplasma befinden sich viele Vesikel mit 0,4 μm Durchmesser von geringer Elektronendichte, mit vielen Tubuli von 11 - 13 nm Durchmesser. Überall liegen freie Ribosomen und große Vakuolen (LEKNES, 1981a).

Die flachen Endokardzellen von *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) sowie die kubischen von *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) besitzen zahlreiche Lipidgranula (SANTER und COBB, 1972).

Die Endokardzelle von *Lebistes reticulatus* Peters (Poeciliinae) besitzt einen großen flachen Körper und lange, bis zu 350 μm dicke Fortsätze, die auf einer feinen Basalmembran aufliegen. Die Organellen befinden sich nur im Zellkörper: großer ovaler Kern, längliche Mitochondrien mit wenig Cristae und klarer Matrix, wenig freie Ribosomen, einige Zisternen mit randständigen Vesikeln. Eine Seite dieses Organelles scheint immer aktiver als die andere zu sein. Wie bereits PALADE (1961) und KILARSKI (1964a und b) Vesikel mit pinozytotischer Aktivität beschrieben haben, so findet man im Zytoplasma der Endokardzellen vier verschiedene lysosomenartige Körperchen:

1. 670 Å Durchmesser, oval, elektronendicht, stammen vom Golgi-Apparat ab, "coated vesicles";
2. 860 μm Durchmesser, rund, granulös, dünne äußere Membran;
3. 3 μm Durchmesser, optisch leer, mit inneren membranösen Strukturen, äußere Doppelmembran, "Zytolysosomen";
4. 1540 Å Durchmesser, rund, dunkle äußere Membran mit Bürstensaum aus Vesikeln von durchschnittlich 147 Å Länge.

In der Zellmembran findet man Gruben mit gleicher Struktur, so daß man annehmen muß, daß die letzte Vesikelart aus dem Sarkolemm entsteht. Hier besteht auch durch 40 μm dicke und 100 μm lange Kanäle Kommunikation mit dem Kammerlumen. Vielleicht findet an diesen Stellen aus dem Herzlumen eine Proteinaufnahme mit Weitertransport zu den lysosomalen Körperchen statt. Die so aus der Endokardzellmembran gebildeten

Vesikel müßten damit extrazelluläre Substanz enthalten. Ihr Inhalt ist aber elektronendichter als diese, vielleicht durch Eindickung? Die Zellfortsätze enthalten granulofibröse Strukturen und Bläschen im Zytoplasma und bilden an den Kontaktstellen Desmosomen. Die Zellfortsätze reichen nicht ins Kammerlumen (NOWGORODZKA-ZAGORSKA, 1970).

Der Nukleus der Endokardialzellen des Goldfisches besitzt deutlich sichtbares, chromatinisches Material (KISCH und PHILPOTT, 1963).

4.1.1. Phagozytose durch Endokardzellen

MACKMULL und MICHELS (1932) berichteten, daß 15 Tage nach der intraperitonealen Injektion von Tusche bei *Tautoglabrus adspersus* (Teleostei) in den Endothelzellen des Herzens dieser Farbstoff enthalten ist. Sie hielten diesen Prozeß der Phagozytose für so wichtig wie das mononukleäre Makrophagensystem der höheren Wirbeltiere.

Bei Untersuchungen der Scholle in bezug auf die Phagozytosefähigkeit des Herzens machte FERGUSON (1975) folgende Feststellungen: Nach der Injektion von Kohlenstoff ist bereits nach 15 Minuten eine Schwarzfärbung, besonders der atrialen Endokardzellen, sichtbar. Dies geht auf Kohlenstoff enthaltende Vesikel im Zytoplasma der Endokardzellen zurück. Der Großteil der pinozytären Vesikel befindet sich entweder in makropinozytotischen Teilchen oder Phagosomen, von denen einige mit sekundären Lysosomen verschmolzen sind. Diese zeigen osmiophile oder homogene Einschlüsse. Nach drei Wochen war nur noch wenig Kohlenstoff im Endokard des Atriums nachweisbar. Genauso verhalten sich injizierte Hefepartikel; *Salmonella gallinarum* und Tuberkelbakterien können nur nach Applikation sehr hoher Dosen nachgewiesen werden.

Durch die netzartige Anordnung von mit endokardialen Zellen überzogenen Trabeculae besitzt vor allem das Atrium eine große endozytotische Oberfläche. Die Phagozytose, die bis-

her nur im Endokard des Atriums nachgewiesen wurde, ist für den Fisch sehr wichtig, da er keine Lymphknoten besitzt und pathogene Keime somit leichter das Herz oder jedes andere Organ erreichen können, ohne vorher mit dem retikuloendothelialen System in Berührung gekommen zu sein. Das Angehen einer Infektion im Herzen hängt direkt von der Phagozytosekapazität des Endokards ab. Kinetische Studien zeigten, daß in Abwesenheit von spezifischen Antikörpern die atrialen Makrophagen höhere Endozytoseaktivität aufweisen.

Der exakte Mechanismus der Einverleibung konnte trotz der sichtbaren Pinozytose nicht nachgewiesen werden (FERGUSON, 1975). Ein Ersatzmechanismus für die "verbrauchten" Endokardialzellen wäre auf drei Arten möglich:

1. Teilung der Endokardzellen (FERGUSON, 1975);
2. Reifung der subendokardialen Zellen (KISCH, 1962);
3. Ersatz durch zirkulierende Monozyten, die häufig endokardnah gefunden werden (FERGUSON, 1975).

4.1.2. Subendokardialraum

Zwischen der Basalmembran des Endokards und dem Sarkolemm der darunterliegenden Myokardzellen befindet sich im Atrium und Ventrikel ein unterschiedlich breiter Gewebespalz, der Subendokardialraum. Er ist bei *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) kaum ausgeprägt (SANTER und COBB, 1972), im Atrium jedoch deutlicher als im Ventrikel. Bei *Chimaera monstrosa* (Holocephali) finden sich hier Fibroblasten und Kollagen (BERGE, 1979). Viele Kollagenfasern befinden sich auch im Subendokardialraum von *Myxine glutinosa* (Myxininae) (LEAK, 1969), bei *Lebistes reticulatus* Peters (Poeciliinae) liegen hier nur feine Präkollagenfasern (NOWGORODZKA-ZAGORSKA, 1970).

Die interzellulären Verbindungen der Myokardzellen des Neunauges kommunizieren auch mit dem Subendokardialraum, in dem Kollagenfaserbündel liegen (KILARSKI, 1964). Beim Goldfisch

finden sich hier Subendokardialzellen, die verschiedenen weißen Blutzellen ähnlich sind, außerdem Kollagenfasern und Neuroaxone (KISCH und PHILPOTT, 1963). Das gleiche gilt für *Torpedo nobilianus* (Torpedinidae) und *Scyllium canicula* (Scyliorhinidae), bei welchen besonders die Fülle von Kollagenbündeln subendokardial auffällt. Im Herzen der Scholle befinden sich nur wenige Subendokardialzellen (FERGUSON, 1975). Dazwischen sind auch Fibrozyten und Kollagenfasern eingelagert (SANTER und COBB, 1972).

4.2. Das Myokard

Das Myokard, dessen Lumenseite vom Endokard ausgekleidet wird, stellt den muskulösen Hauptteil des Herzens dar. Das Muskelgewebe der Fischherzen zeigt dabei zwei histologische Formationen:

1. Zwischen Endo- und Epikard liegt nur eine spongiöse Muskelschicht, z.B. bei *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) (SANTER und COBB, 1972) und *Gavus* (HARDER, 1975). Die Blutversorgung erfolgt dann lediglich durch venöses Blut aus dem Herzlumen (SANTER, 1976).
2. Zusätzlich zur Spongiosa bildet eine äußere unterschiedlich starke Kompakta das Myokard (SACHELL, 1971). Arteriell Blut aus herzeigenen Koronargefäßen sorgt für eine Blutversorgung (VOBORIL und SCHIEBLER, 1970). Man findet diese Myokardstruktur z.B. bei
 - *Clarias lazera* (Siluriformes) (NAWAR, 1955);
 - *Salmo gairdneri* (Salmonidae) (GANNON und BURNSTOCK, 1966);
 - *Salmo salar* (Salmonidae) (POUPA et al., 1974);
 - *Anguilla anguilla* (Anguillidae) (SACHELL, 1971);
 - *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) (OSTADAL und SCHIEBLER, 1971);
 - *Thunnus thynnus* (Scombridae) (TOTA, 1970);
 - *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae) (OSTADAL und SCHIEBLER, 1971).

Bei Salmoniden und *Anguilla anguilla* (Anguillidae) liegt zwischen Spongiosa und Kompakta eine dünne Lage Bindegewebe (BENNINGHOFF, 1933). In ihren Untersuchungen fanden SANTER und WALKER (1980) heraus, daß eine Kompakta nur am Herzen einiger körperlich sehr aktiver Teleostei zu finden ist, z.B. bei der sehr beweglichen Makrele (Scombridae).

Nach OSTADAL und SCHIEBLER (1971, 1972) ist das Verhältnis zwischen Herzgewicht und Körpergewicht ausschlaggebend dafür, ob eine Kompakta vorhanden ist oder nicht. Es besteht keine phylogenetische Reihenfolge. Der prozentuale Anteil der Kompakta an der gesamten Herzmasse ist sehr unterschiedlich (SANTER, 1980):

- 73,6 % *Thunnus obesus* (Scombridae)
- 61,7 % *Engraulis encrasicolus* (Clupeidae)
- 38,9 % *Salmo gairdneri* (Salmonidae)
- 5,0 % *Chimaera monstrosa* (Holocephali).

POUPA et al. (1973) untersuchten das Myokard von Salmoniden und stellten fest, daß kein Zusammenhang zwischen Kompakta-Anteil am Myokard und Ventrikelvolumen besteht. Bei Lachsen ist das Verhältnis Körpergewicht zu Herzgewicht während verschiedener Entwicklungsstadien unterschiedlich:

<i>Salmo salar</i> (Salmonidae)	5,1 % HGW bei 2,58 g	KGW
	31,6 % HGW bei 6500 g	KGW.

Bei *Thunnus thynnus* (Scombridae) entdeckten BASILE et al. (1976) eine unterschiedliche Enzymaktivität der Succinat-Cytochrom-C-Reduktase und NADH-Oxydase von Spongiosa und Kompakta. Das Myokard von *Ammodytes tobianus* (Petromyzonidae) besteht aus Muskelfaserbündeln mit sehr vielen Verzweigungen. Die auf der umfangreichen Spongiosa aufliegende Kompakta ist sehr dünn (KILARSKI, 1964).

Im Herzen von *Myxine glutinosa* (Myxinidae) findet sich lediglich eine Spongiosa mit einem ausgeprägten Kanalsystem zwischen den zahlreichen Trabekeln (LEAK, 1969).

4.2.1. Myokardzelle

4.2.1.1. Aufbau bei Wirbeltieren

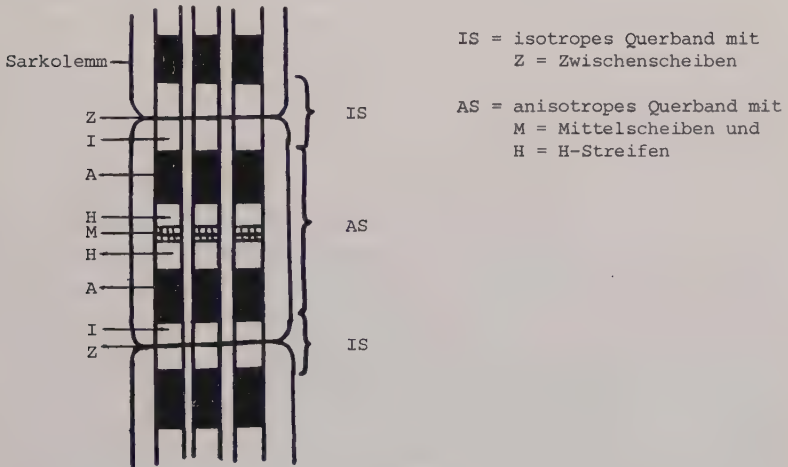
Die Herzmuskulatur ist immer quergestreift, doch anders als bei der quergestreiften Skelettmuskulatur findet man Verzweigungen und Kontaktstellen an der Grenze zwischen zwei Muskelfasern. Wie die glatte Organmuskulatur werden Myokardzellen aus der Splanchnopleura gebildet, während die Skelettmuskulatur aus der Somatopleura entsteht (HARDER, 1975).

Das Herzmuskelgewebe besteht aus säulen- oder schlauchförmigen Muskelfasern, die im spitzen Winkel Verbindungsfasern zueinander abgeben und so ein Fasernetz bilden. Jede Muskelfaser entspricht - wie bei der Skelettmuskulatur - einem Plasmodium aus Hülle und Sarkoplasma mit kontraktilelementen und Muskelkernen (GRAU, 1960):

1. Die Hülle, das Sarkolemm, ist ein dünnes, strukturloses Häutchen, das sich chemisch und mechanisch sehr stabil zeigt und die Muskelfaser überzieht. Retikulinfasern sind scherengitterartig und weitmaschig in das scheinbar durchsichtige Sarkolemm eingelagert. Durch das Zellinnere und das darin enthaltene Sarkoplasma ziehen regelmäßig feinste Zwischenscheiben, die aus Sarkolemm-Material bestehen und in diesem fest verankert sind.
2. Im Sarkoplasma ist eine deutliche Querstreifung zu erkennen, die sich durch Wechsel von stark und schwach lichtbrechenden Abschnitten ergibt. Die Myofibrillen sind eine Differenzierung des Zytoplasmas und stellen kontraktile Längsfäden dar. Die höchstens $1\text{ }\mu\text{m}$ dicken Fibrillen bestehen wieder aus Bündeln von $100 - 200\text{ }\text{\AA}$ starken Myofilamenten: aus Aktin und Myosin. Bei Behandlung mit Alkohol, Chromsäure usw. werden die Zwischenräume zwischen den Myofibrillen deutlicher, und eine Längsstreifung der Faser wird sichtbar.

Fibrillenaufbau: Bei allen Fibrillen jeder Faser liegen die gleichbrechenden Segmente in gleicher Höhe. So ergibt sich die Querstreifung der Gesamtfaser. Die dunklen Bänder sind

im polarisierten Licht doppelbrechend = anisotrop = A-Band, die helleren einfachbrechend = isotrop = I-Band. Die helle I-Scheibe wird von der aus dem Sarkolemm stammenden, dunklen und feinen Z-Scheibe durchbrochen. Die A-Scheibe wird durch ein schwächer lichtbrechendes M-Band halbiert. Neben dem M-Band liegen etwas hellere H-Streifen. Man nimmt an, daß die Z-Scheibe durchlöchert ist und die Myofibrillen durchläßt, so daß diese immer parallel bleiben. Die Z-Streifen teilen die Muskelfaser in viele hundert Fasersegmente, die Sarkomere oder Myokommata, mit einer immer wiederkehrenden Folge von Z-I-A-H-M-H-A-I-Z-Bändern.



(aus GRAU und KÖLLING, 1960)

Während der Kontraktion hellen sich die A-Bänder auf und werden kürzer, während die I-Streifen sich verdunkeln. Man führt das auf chemische Prozesse zurück. Das I-Band besteht nur aus dünnen Aktinfilamenten, einem globulären Proteinmolekül. Die H-Zone besteht nur aus dickeren Myosinfilamenten, deren Moleküle einen zweigeteilten, ATP-ase enthaltenden Kopf, ein Hals- und ein Schwanzstück besitzen. Bei der Kontraktion gleiten beide Filamentgruppen ineinander und über-

lappen sich. Als Energiequelle dient das auf dem Blutwege ständig dem Muskel zugeführte Glykogen. Das auslösende Signal für den Gleitzzyklus ist die Ca^{2+} -Freisetzung (SILBERNAGL und DESPOPOULOS, 1979). Aus dieser speziellen Differenzierung der Myofibrillen ergibt sich wahrscheinlich eine schnellere Kontraktion als bei glatten Muskeln.

3. In jeder Herzmuskelfaser, die aus vielen hintereinander liegenden tonnen- oder trommelförmigen Herzmuskelzellen besteht, befinden sich Hunderte von Kernen.

Die Zellgrenzen sind mit fingerförmigen Fortsätzen versehen und so miteinander verzahnt. Die Querstreifung der Herzmuskulatur ist dichter als bei der Skelettmuskulatur.

4.2.1.2. Myokardzelle bei Fischen

Das Myokard verschiedener Knochen- und Knorpelfische besteht aus extrem schmalen Muskelfasern, die durch überziehende Mikrofazsien zu kleinen Gruppen zusammengefaßt sind. Jede Muskelfaser enthält zwei bis drei Myofibrillen (KISCH, 1966). So sind am Herzen des Pipefish's (Selachii) in Längsschnitten viele Sarkolemmstreifen sichtbar. Die einzelnen Muskelfasern sind mit einem Durchmesser von 3-5 μm sehr dünn. Eine Gruppe solcher Myokardfasern mit Mikrofazsien ist wieder von einer anderen Membran aus kernhaltigen Zellen mit feinen Ausläufern umgeben. Das entspricht einem Sarkolemm 2. Ordnung, das im Gegensatz zu einem echten Sarkolemm Kerne enthält (KISCH, 1966).

Auf der Plasmamembran einer Myokardzelle liegt außen eine Lamina externa. Sie ist 300 - 400 Å dick und reich an Glykoproteinen mit schwach sauren Resten. Wahrscheinlich stellt sie eine Grenze zwischen intra- und extrazellulärer Umgebung dar. Mit zunehmender Entwicklung des zirkulatorischen Systems im Myokard wird diese Aufgabe auch von der Basallamina des Endokards und des Kapillarendothels übernom-

men. Eine vergleichbare Lamina liegt auf der Lumenseite des transversen Tubulussystems, jedoch nur in Zellen mit zentral oder peripher gelegenen Myofibrillen. Die Oberfläche der Muskelzellmembran ist kohlehydratreich (HOWSE et al., 1970).

Die Plasmamembran der Myokardzelle bei Cyclostomen ist 75 Å dick und lamellär aufgebaut. Die Außenschicht ist dicker und durch einen 25 Å breiten helleren Raum von der dünnen Innenschicht getrennt. Die aufliegende 400 Å dicke Lamina externa besteht aus einem direkt anliegenden helleren und einem dünneren, 200 Å breiten äußeren Teil. Die Plasmamembran zeigt einige Einbuchtungen und größere Invaginationen, an deren Enden subsarkolemmale kleine granulierte Vesikel liegen, die ins Sarkoplasma führen (BLOOM, 1962).

Bei vielen Fischen ist das Sarkolemm gefältelt. Die außen anliegende Lamina externa ist subepikardial am dicksten, während sie subendokardial sehr dünn scheint (KILARSKI, 1967).

In den Muskelfasern liegen Myofibrillen als kontraktile Elemente peripher im Zytoplasma. Der zentral gelegene Kern der Muskelzelle ist oval. Bei Cyclostomen ist er 15 µm lang, 2,7 µm breit mit Nukleolus und vielen Kernporen mit Diaphragma. Peripher befinden sich meist rundliche Mitochondrien, die deutliche Cristae und unterschiedliche Matrixdichte besitzen (KILARSKI, 1967). Die tubulären Myofibrillen liegen in Bündeln oder einzeln verteilt mit wenig interfibrillärem Zytoplasma. Jedes Sarkomer zeigt Z-I-A-H-M-Banden, N-Banden zwischen I und A sind nur selten zu beobachten. Jedes Sarkomer ist 1,4 - 2 µm lang und zeigt parallele Myofilamente in den Fibrillen. Die dünneren Aktinfilamente bilden allein den I-Streifen. Das H-Band besteht nur aus 100 Å breiten, dickeren Myosinfilamenten. Das A-Band ist gemischt, jedes dicke Myosin- von sechs dünnen Aktinfilamenten umgeben (hexagonale Anordnung). An den Z-Banden sind manchmal T-Tubuli sichtbar. Es gibt hier auch eine Verbindung zwischen Zellmembran und sarkoplasmatischem Retikulum. Zwischen Nachbarzellen zeigen sich an Z-Banden *disci intercalares*, die auch mit Desmosomen in Kontakt ste-

hen. Im Zytoplasma dieser Myokardzellen fallen verschiedene Einschlüsse auf: Lipidtröpfchen, multivesikuläre Körperchen, "dense bodies", Lipofuszin-Ablagerungen sowie Granula von 0,1 - 0,2 μm Durchmesser, die den Granula Katecholamin enthaltender Zellen ähneln (BLOOM, 1962).

Die Myokardzellen von *Chimaera monstrosa* (Chimaeridae) zeigen viele Variationen. Eine atriale Muskelfaser ist 4-6 μm breit, im Ventrikel dicker, mit einer oder mehreren Myofibrillen. In ihnen ist jedes Myosinfilament von sechs Aktinfilamenten umgeben. Das Sarkomer zeigt Z-A-I-M-N-H-Banden. Das sarkoplasmatische Retikulum ist nur schwach entwickelt, ohne T-Tubuli. Im Zytoplasma findet man neben freien Ribosomen auch freie Myosinfilamente. Die Muskelzellen stehen durch Desmosomen und Fasciae adhaerentes miteinander in Verbindung. Auf dem Sarkolemm liegt eine 50 - 60 nm dicke Basalmembran. Die Trabeculae bestehen aus 5 - 25 Muskelfasern (BERGE, 1979).

Der innere Abschnitt der Ventrikelwand der Regenbogenforelle besteht aus einem spongiösen Netzwerk myokardialer Trabekel. Das Herzlumen invaginiert die Muskelsäulen, so daß unregelmäßige Kavernen entstehen. Die Muskelfasern sind 1,7-4,6 μm groß und End-zu-End durch disci intercalares verbunden. Der Zwischenzellabstand beträgt an diesen Stellen 0,1 - 0,3 μm . Die Nexus sind mit 0,7 - 0,33 μm Durchmesser sehr klein und nur selten. Im Sarkoplasma liegen Glykogengranula, Mitochondrien mit Doppelmembran und ein gut entwickeltes sarkoplasmatisches Retikulum mit zahlreichen Zisternen subsarkolemmal nahe der Z-Linien (SHIBATA, 1977).

1 - 10 % der Z-Banden von *Cichlasoma meeki* (Cichlidae) und *Corydoras aeneus* (Callichthyidae) sind erweitert und enthalten amorphes elektronendichtes Material sowie lange Filamente. Bei vielen Myokardzellen liegt gleiches Material unter dem Sarkolemm und an interzellulären Verbindungen manchmal auch im Zusammenhang mit Z-Banden. Nahe des Kerns der Myokardzelle sind Lipofuszingranula sichtbar (LEKNES, 1981).

Die Herzmuskelzellen von *Esox lucius* (Esocidae) und *Scomber scombrus* (Scombridae) sind lang, schmal, verzweigen sich und zeigen so einen unregelmäßigen Umriß. Der Querschnitt ist oval ($2 - 9 \mu\text{m}$) oder rund. In einer Zelle finden sich ca. ein Dutzend Myofibrillen, Zellkern und Mitochondrien liegen meist zentral, sind aber auch manchmal zwischen den peripheren Myofibrillen eingequetscht. Ein $2,5 \mu\text{m}$ langes Sarkomer zeigt A-I-Z-M-Banden, wobei das Sarkolemm an den Z- und M-Banden dicht anliegt. Die Myosinfilamente sind bei einem Durchmesser von 15 nm etwa $1,4 \mu\text{m}$ lang. Disci intercalares zwischen Nachbarzellen kreuzen jeweils nur eine Myofibrille. Das sarkoplasmatische Retikulum bildet ein regelmäßiges hexagonales Maschenwerk auf der myofibrillären Oberfläche, doch auch interfibrilläre Tubuli und subsarkolemmale Zisternen auf I- und A-Höhe sind deutlich. Dabei liegt zwischen sarkoplasmatischem Retikulum und Sarkolemm eine elektronendichte Substanz. Im Zytoplasma findet man drei verschiedene Vesikel:

1. borstige Vesikel, sie sind selten;
2. $60 - 75 \text{ nm}$ große sarkolemmale Caveolae; sie sind unregelmäßig verteilt und bei *Esox lucius* (Esocidae) häufiger als bei *Scomber scombrus* (Scombridae);
3. "Specific Heart Granules": sie liegen nahe des Golgi-Apparates im Atrium und Ventrikel von *Esox lucius* (Esocidae), bei *Scomber scombrus* (Scombridae) nur in der Hauptkammer, und sind optisch leer (MIDTTUN, 1980).

Die Myokardzellen des Neunauges zeigen zylindrische Myofibrillen mit zentralem Kern, kleinen Mitochondrien, Lipidtröpfchen, Glykogengranula und einem feinen sarkoplasmatischen Netzwerk, das sich um die Myofibrillen windet und sich an den A-Banden maschenförmig erweitert. Das Sarkolemm ist $9 - 11 \mu\text{m}$ dick mit einer $20 \mu\text{m}$ breiten granulofibrillären Schicht an der subendokardialen Seite. Das Sarkolemm bildet überall $80 - 100 \mu\text{m}$ große vesikuläre Einschnürungen, die durch kleine Kanäle mit dem Subendokardialraum in Verbindung stehen. Die Z-Scheiben sind $90 - 150 \mu\text{m}$ breit. Daneben findet man $38 \mu\text{m}$ große Glykogengranula und $500 - 1000 \mu\text{m}$ große Lipidtröpfchen (KILARSKI, 1964).

Das Myokard von *Ammodytes tobianus* (Petromyzonidae) besteht aus verzweigten Muskelfaserbündeln, in deren Myofibrillen nur Z-I-A-Banden unterschieden werden können. Das sarkoplasmatische Retikulum besitzt Tubuli entlang der kontraktile Elemente mit wenigen Vesikeln, die am I-Band rund, am A-Band länglich sind. Obwohl sein Herz mit 120 - 180 Schlägen pro Minute bei 20°C sehr schnell schlägt, ähnelt das sarkoplasmatische Retikulum in seinem Aufbau doch mehr dem langsam schlagenden Herzen des Neunauges (KILARSKI, 1964).

Die Muskelfasern von *Myxine glutinosa* (Myxinidae) besitzen chromaffine Granula, doch daneben gibt es noch granulöse Zellen ohne kontraktile Elemente. Im Sarkoplasma zeigen sich viele tubuläre Invaginationen, die sich in der Plasmamembran fortsetzen und wahrscheinlich einem T-Tubulussystem entsprechen. In dem spongiösen Myokard kommen zwei Zelltypen vor:

1. Muskelfasern mit 500 - 600 Å dicker Basallamina, die aus Myokardzellen mit zentralem Kern und tubulären Kanälen bestehen. Enthaltene Granula zeigen eine dreischichtige Membran, sind 200 - 350 µm groß und besitzen membranöse Strukturen. Sie gleichen damit autophagen Vakuolen anderer Zellen. Zwischen den verschiedenen Organellen liegen zytoplasmatische Filamente. Die gesamten Zellen entsprechen denen in der adrenalen Medulla. Daneben sind membranöse, kristalline, 1,5 - 2,0 µm lange Strukturen enthalten. Diese Zellen liegen immer nahe dem Blutstrom, sie könnten also Katecholamin enthaltende Zellen sein, die so schnell ihren Inhalt in den Blutstrom freisetzen könnten. Über die Tubuli könnten Enzyme in die Zelle gelangen. Auch das Aus- oder Einströmen anderer Substanzen wäre möglich. Ob die kristallinen Einschlüsse Enzyme darstellen oder einen Vorrat anderer zelltypischer Stoffe, ist ungeklärt.
2. Die zweite Zellart enthält nur Fibrillen mit Z-I-A-H-M-Banden, einen Kern, kleine Mitochondrien, sarkoplasmatisches Retikulum und periphere Tubuli als 1 µm lange Einstülpungen der Basalmembran. Manche Kanälchen stehen miteinander in Verbindung (LEAK, 1969).

Die Muskelzellen des Goldfisches enthalten höchstens zwei Myofibrillen, die Z-Linien sind $0,75 - 1,5 \mu\text{m}$ breit, H-Streifen sind manchmal sichtbar, M-Linien nie. Die Filamente der Myofibrillen sind $250 - 300 \text{ \AA}$ voneinander entfernt. Der Kern wird von feinen Kanälchen umgeben, die einen Golgi-Apparat darstellen könnten. Daneben fällt die große Anzahl von Sarkosomen auf, die aus zwei Membranen bestehen, zwischen denen in homogenem Material Lamellen liegen. Bei *Mustelus canis* (Triakidae) und *Torpedo ocellata* (Torpedinidae) findet man ebenfalls viele, jedoch unterschiedlich große Sarkosomen. Sie liegen wie der Golgi-Apparat kernnah, was für eine hohe metabolische Aktivität des Nukleus spricht. Bei *Torpedo ocellata* (Torpedinidae) fällt außerdem zwischen den Myofibrillen eine Fülle von Kollagenfasern auf (KISCH und PHILPOTT, 1963).

Im Herzen von *Syngnathus acus* (Syngnathoidei) befindet sich eine große Anzahl feiner Membranen zwischen Muskelfibrillen und Sarkosomen. Die Myofibrillen zeigen im Querschnitt parallele osmiophile Lamellen, die wahrscheinlich kontraktile Eiweißkörper darstellen. Der Querschnitt der Sarkosomen erscheint wie die Oberfläche eines Bindfadenknäuels, zeigt aber auch manchmal konzentrisch angeordnete Ringe (KISCH, 1954).

4.2.1.2.1. Sarkoplasmatisches Retikulum

BLOOM (1962) bezeichnet das sarkoplasmatische Retikulum bei Cyclostomen als gut entwickelt, während KILARSKI (1964) beim Sandaal von einem losen Netzwerk spricht. Bei der Scholle wurde gar kein sarkoplasmatisches Retikulum gefunden (SANTER und COBB, 1972), bei der Regenbogenforelle ist es als loses Netz nur schwach entwickelt (SANTER, 1974). Auch bei drei Gadidae fand LEKNES (1981a) nur ein mäßig entwickeltes sarkoplasmatisches Retikulum.

Verglichen mit Vögeln und Säugern ist das sarkoplasmatische Retikulum beim Fisch nur sehr schwach entwickelt, weist jedoch das gleiche Organisationsprinzip auf. Bisher hat man festgestellt, daß im sarkoplasmatischen Retikulum Kalziumionen gehalten und mit jedem Aktionspotential ins Zytoplasma der Muskelzelle freigesetzt werden, so auch im Herzmuskel.

Bei der Forelle besteht das sarkoplasmatische Retikulum aus einer Anordnung feinsten Tubuli, die in engem Kontakt mit den Myofibrillen stehen, jedoch ohne auffallende Lokalisation innerhalb des Sarkomers an den Myofilamenten. Es existiert keine enge Verbindung mit den Z-Banden. Einige Tubuli reichen an die Zellperipherie, wo sie subsarkolemmale Zisternen bilden, in denen oft elektronendichtes Material sichtbar ist. Diese Zisternen sind selten und nie in der Nachbarschaft der intercalated discs. Die Tubuli selbst sind 350 - 600 Å groß, rund oder oval, und entsprechen dem klassischen glatten endoplasmatischen Retikulum, da nur selten 200 Å große Granula angelagert sind. In ihnen wird wahrscheinlich Glykogen gespeichert. Die subsarkolemmalen Zisternen sind von der äußeren Zellmembran 130 Å entfernt und durchschnittlich 0,6 µm lang. Sie enthalten flockiges Material.

Im allgemeinen gibt es kein transverses Tubulussystem. Es wurde jedoch bei der Scholle gefunden (SANTER und COBB, 1972). Es besteht ein enger Kontakt zwischen Myofibrillen und sarkoplasmatischem Retikulum, doch wenn sich viele Mitochondrien zwischen den Fibrillen befinden, liegt auch das sarkoplasmatische Retikulum in den interfibrillären Zwischenräumen (SANTER, 1974).

4.2.1.2.2. Interzelluläre Kontakte am Myokard

Am Herz von Fischen gibt es verschiedene Verbindungen zwischen benachbarten Myokardzellen mit unterschiedlichen Aufgaben:

1. Desmosom (= macula adhaerens): Man trifft es beim Goldfisch sehr häufig an. Es handelt sich um 0,6 μm lange, parallel verlaufende Membranen zweier benachbarter Zellen, die 200 Å voneinander getrennt sind. Sie dienen als Befestigungsvorrichtung, um die interzelluläre Adhäsion zu verstärken (MARTINEZ-PALOMO und MENDEZ, 1971). Es sind relativ kleine Bezirke, die durch hier inserierende feine Filamente und eine elektronendichte zentrale Schicht wie ein Knopf zwischen zwei Zellen wirken (SOMMER und JOHNSON, 1969).
2. Fascia adhaerens (= intermediate junction = Z-Band junction = cardiale Adhäsions-Plaue): Diese Struktur ist dem Desmosom sehr ähnlich, doch nicht so kompliziert aufgebaut und ein wesentlicher Anteil von Disci intercalares. Die Länge variiert sehr, so daß fasciae adhaerentes schon häufig im Lichtmikroskop erkannt werden können (SOMMER und JOHNSON, 1969). Während der Kardiogenese, wenn erst wenig Myofibrillen der Herzmuskelzelle entwickelt sind, ist deutlich der Ansatz von Aktin-Filamenten an dieser sehr engen Zellverbindung sichtbar (McNUTT, 1970). Sie kommt beim Goldfisch, wie bei allen anderen Nicht-Säugetern, am häufigsten vor (MARTINEZ-PALOMO und MENDEZ, 1971). Ihre Struktur ist den Z-Banden sehr ähnlich, 0,3 μm lang, die Membranen sind 200 Å auseinander und verlaufen gewellt. Es handelt sich um eine Kohäsion zwischen zwei Zellen mit ansetzenden Myofibrillen.
3. Nexus (= fascia occludens = tight junctions = gap junction): Hier liegt eine unterschiedlich lange, plattenförmige Zellapposition vor, bei der die äußeren Lamellen der jeweiligen Unitmembran beider Zellen verschmelzen, um eine pentalaminare Struktur zu bilden. Die unterschiedlich dichten Schichten dieser longitudinal verlau-

fenden Verbindung sind nur im Elektronenmikroskop sichtbar (SOMMER und JOHNSON, 1969). Schon während der Kardiogenese findet man den Nexus in der Nähe von fasciae adhaerentes (McNUTT, 1970). Beim erwachsenen Goldfisch liegt er sogar häufig innerhalb, ist 0,1 - 0,35 μm lang, 50 A breit und wesentlich seltener als ein Desmosom oder eine fascia adhaerens (MARTINEZ-PALOMO und MENDEZ, 1971). Ob hier genauso wie bei den Säugern Zonen geringen elektrischen Widerstandes mit hoher Ionen-Permeabilität vorliegen, ist noch nicht geklärt.

4. *Disci intercalares*: Während alle bisher genannten Verbindungen vorwiegend einen Seit-bei-Seit-Kontakt darstellen, liegt hier eine große End-zu-End-Verbindung vor, die eine gesamte Muskelfaser durchquert und lichtmikroskopisch sichtbar ist (SOMMER und JOHNSON, 1969).

4.3. Die "Junctional Region"

Die Junctional Region ist beim Fischherzen die Verbindungs- oder Trennungsschicht zwischen Spongiosa und Kompakta des Myokards. Sie ist 5 - 6 μm dick und besteht aus Kollagen und Fibroblasten. Oft sind Muskelzellen lumenseitig angelagert, die durch Desmosomen oder *Disci intercalares* miteinander verbunden sind.

Beim Hering findet man außerdem viele membranartige Strukturen, die neben den Fibroblastenfortsätzen liegen und vielleicht von ihnen produziert werden.

Die Muskelzellen neben der Junctional Region sind ein-, zwei- oder dreischichtig und bilden die "Transition Region". Sie besitzen weniger kontraktile Elemente als das eigentliche Myokard, die Mitochondrien sind der Junctional Region zugewandt (MIDTTUN, 1982). Sie bildet somit eine strukturelle Barriere zwischen innerer und äußerer Myokardschicht, wobei die Transition Region die spongiöse Muskelschicht verankert (MIDTTUN, 1983).

4.4. Epikard

Das Epikard ist die äußere Epithelschicht aller vier Herzkammern, die auf ihrer Innenseite von Bindegewebe gestützt wird. Sie geht nahtlos in die epitheliale Perikardauskleidung über (HARDER, 1975). Im allgemeinen ist es ventral des Herzens schwach, dorsal aber stärker ausgebildet (SUWOROW, 1959). Bei den Teleostei ist das Perikard an der Ventralfläche von Kammer und Vorhof sehr dünn; dorsal der Kammer wird es beträchtlich dicker.

Die Epikardzellen stellen ein einschichtiges, netzartiges Gewebe aus Epithelzellen auf elastischen Fasern dar. Bei den Cyclostomen besitzen die Zellen kubische Form (KRAUSE, 1923), bei der Scholle befinden sich im Zytoplasma viele kleine Mitochondrien und Lipidgranula (SANTER und COBB, 1972). Das Epikard von *Chimaera monstrosa* (Holocephali) ist 1,0 μm dick, die Zellen sind an allen Herzabschnitten identisch: großer Zellkern, hexagonale Form, rauhes endoplasmatisches Retikulum, großer Golgi-Apparat. Die Zellen zeigen kleine Zytoplasmafortsätze in den perikardialen Zwischenraum, Kontakte werden durch Desmosomen gebildet (BERGE, 1979).

Die plattenepithelförmigen Epithelzellen von *Oryzias latipes* (Zahnkärpflinge) sitzen auf einer amorphen Basalmembran und zeigen einen unregelmäßigen Umriß mit fingerartigen Fortsätzen, die durch Desmosomen mit den Nachbarzellen des Epikards verbunden sind. Im Zytoplasma liegt der ovale Kern mit 150 Å großen Einschlüssen an der Innenmembran sowie viel rauhes endoplasmatisches Retikulum, ein kernnaher Golgi-Apparat und viele Filamente von 60 Å Durchmesser (LEMANSKI, 1975).

Die Epikardzellen von *Myxine glutinosa* (Myxinidae) befinden sich auf einer 1000 Å langen Basalmembran. Im Zytoplasma liegen neben den üblichen Organellen viele Vesikel und ein sehr großer Kern. Die Zellfortsätze ragen in die Perikardhöhle hinein (LEAK, 1969). Viele membranumhüllte pinozytische Vesikel finden sich in den Epikardzellen von *Ammodytes tobianus* (Petromyzonidae). Sie stehen manchmal in Zusam-

menhang mit der Zellmembran, haben einen Durchmesser von 55 μm und sind mit elektronendichter Substanz gefüllt (KILARSKI, 1964).

4.4.1. Subepikardialraum

Der Subepikardialraum befindet sich zwischen der Basalmembran des Epikards und dem Sarkolemm der äußersten Myokardzellschicht. Er ist weniger bedeutend als der Subendokardialraum.

Im Subepikardialraum liegen bei *Chimaera monstrosa* (Chimaeridae) Kollagenfasern und Fibroblasten, die dicker als im Subendokard sind (BERGE, 1979). *Oryzias latipes* (Zahnkärpflinge) hat in seinem Stratum subepikardiale dicke Kollagenfaserbündel (LEMANSKI, 1975). Bei *Myxine glutinosa* (Myxiniidae) zeigen sich im lockeren Bindegewebe, das den Subepikardialraum ausfüllt, lange kollagene Fasern und einige Fibroblasten (LEAK, 1969).

4.4.2. Stäbchendrüsenzelle

Dieser Zelltyp wurde erstmals von THELOHAN (1892) und LAGUESSE (1895) beschrieben. Dieser nannte sie 1906 nach ihrem Entdecker und in der Annahme, es handle sich um "...des sporozoaires parasites...": *Rhabdospora thélohani*, obwohl es LABBÉ (1892) nicht gelungen war, sie systematisch als kokzidienähnliche Parasiten einzuordnen. Seit PLEHN (1906a und b) die Meinung vertreten hat, die von ihr erstmals als Stäbchen- oder Stäbchendrüsenzelle bezeichnete Zellart sei natürlicher Bestandteil in verschiedenen Geweben unterschiedlicher Fischarten, hat es noch zahlreiche Untersuchungen mit variierendem Ergebnis gegeben: DUTHIE (1939) hält die Zellen für granuläre Leukozyten, während AL-HUSSAINI

(1949) sie als Becherzelle bezeichnet. Nach der Meinung von BISHOP und ODENSE (1966) handelt es sich um eine Drüsenzelle des Gewebes, in dem es angetroffen wird. WILSON und WESTERMANN (1967) halten sie für eine sensorische Rezeptorzelle, vorkommend im olfaktorischen Epithel von *Carassius carassius* (Cyprinidae). VIEHBERGER und BIELEK (1982) sahen sie wieder als Protozoen an, da sie eine Transportform genetischen Materials enthalten. Man findet die auch "rodlet cell" genannte birnenförmige oder ovale Zelle im Epithel verschiedener Fischgewebe, an denen Flüssigkeitsbewegungen stattfinden (DESSER und LESTER, 1975): Endokard des Bulbus arteriosus, Kiemenepithel, harnableitende Kanälchen, Mittel- und Enddarm, Riechepithel. Es besteht über Desmosomen und tight junctions Kontakt zu Nachbarzellen, die keinerlei Entzündungs- oder Abwehrreaktion zeigen, so daß GRÜNBERG und HAGER (1978) nicht an eine parasitäre Natur glauben. Sie halten die Stäbchendrüse für eine rein sekretorische Zelle.

Man unterscheidet mehrere Entwicklungsstadien (LEINO, 1974):

- Die unreife Rodletzelle liegt nahe der Basalmembran, ohne interzelluläre Verbindungen und enthält alle Zellorganellen einer metabolisch aktiven Zelle: großer, basaler Kern, rauhes endoplasmatisches Retikulum, freie Ribosomen, großer Golgi-Apparat mit 3 - 7 Lamellen und vielen randständigen Vesikeln, peripher Mitochondrien mit zahlreichen cristae. Im axialen Zellplasma zeigen sich große, membranumhüllte Vakuolen mit zentral gelegenen, stark lichtbrechenden, stäbchenförmigen Einschlüssen, die sich parallel zur Längsachse der Zelle fast über deren gesamte Länge erstrecken: z.B. 5 μm lang, 0,2 - 1,1 μm breit bei Cykliden (LEKNES, 1986). Diese rodlets konvergieren gegen den apikalen Zellpol. FLOOD et al. (1975) unterscheiden in diesem "pre-encased" Stadium noch eine erste Phase, in der die Zentralstäbchen kristallinen Einschlüssen ähneln, während sie später amorphe, granulöse Struktur annehmen. Hier beginnt bereits eine Umorganisation der aktiven Zellorganellen, die wahrscheinlich rodlets synthetisieren. An der Außenseite

der Zelle, unter der Plasmamembran, wird eine Schicht feiner, zirkulär angeordneter Fibrillen sichtbar, die nur an der Lumenseite fehlt, an der gleichzeitig feine Tröpfchen sichtbar werden (PLEHN, 1906a).

- Die reifende Stäbchendrüsenzelle (LEINO, 1974) ist länglich, liegt an der Epitheloberfläche und ragt mit ihrem apikalen Zellpol frei ins Lumen. Die Mitochondrien werden nun länglich, verlieren ihre cristae und befinden sich zusammen mit Ribosomen nur noch an der Zellspitze. Der Golgi-Apparat wird kleiner und verliert seine pinozytotischen Vesikel. Das rauhe endoplasmatische Retikulum wird glatt. Die Zelle wird mit in "rodlet sacs" liegenden Stäbchen vollgepackt, die unter Einwirkung von hypertotonischer Kochsalzlösung und durch Trocknung der Zelle Keulenform annehmen (PLEHN, 1906a). VIEHBERGER und BIELEK (1982) konnten durch Desoxyribonuklease-Digestion und Behandlung mit EDTA nachweisen, daß diese Keulen DNA enthalten, die allerdings von der des Kerns völlig verschieden ist. An der Spitze der Keulen fanden sie Proteine und nicht-saure Polysaccharide. Dieses "semi-encased"-Stadium ist außerdem durch das Vorhandensein einer fibrösen Außenschicht von 0,5 µm Dicke gekennzeichnet (FLOOD et al., 1975), deren Fibrillen mit Einschlußkörperchen (LEKNES, 1986) senkrecht zur Längsachse stehen. Sie fehlt an Spitze und Basis der Zelle.

- Mit der vollständigen Reifung der Zelle wird die Plasmamembran dünner (FLOOD et al., 1975), es treten Zwischenzellkontakte mit Nachbarzellen auf. Am apikalen Zellpol erscheinen 3 - 5 fingerförmige Ausstülpungen, die von einem Glycolalix-ähnlichen Material umgeben sind. Die dicke Außenschicht in diesem "fully-encased"-Stadium aus aktinähnlichen Filamenten ist wahrscheinlich kontraktile und bewirkt die spätere Entleerung der Zelle (DESSER und LESTER, 1975). In den rodlets zeigen sich bisweilen Mikrotubuli. Das Zytoplasma enthält nun multivesikuläre und lysosomenartige Körperchen (LEINO, 1974). Abschließend kommt es zu einer Kontraktion der Zelle, die Zellspitze bricht auf, so daß Vesikel, Mitochondrien und rodlets, welche sich schnell auflösen, extra-

zellulär gelangen. Die Fibrillen weichen dabei von der Plasmamembran zurück, der Kern wird hyperchromatisch. Manchmal wird der gesamte Zellinhalt entleert.

Wie LEINO (1974), so halten auch FLOOD et al. (1975) die strukturelle und zytochemische Variabilität der Stäbchendrüsenzelle für einen Ausdruck des Reifungsprozesses. GRÜNBERG und HAGER (1978) sehen die Ausstülpungen des Zellscheitels als ein funktionelles Stadium des Sekretionsvorganges, der mit der Ausstoßung der rodlets endet.

1986 untersuchten MAYBERRY et al. Larven von *Cyprinus carpio* (Cyprinidae), die durch künstliche Befruchtung gewonnen und ohne Kontakt mit anderen Fischen gehältert wurden. Sie suchten bei Tieren im Alter von 10 und 60 Tagen nach Rodletzellen. Bei den jüngeren Larven waren keine Stäbchendrüsenzellen nachweisbar, doch bei den älteren fanden sie sich in den afferenten Branchialarterien, im Endothel der Ventralaorta und später auch im Bulbus arteriosus. Die Beobachtungen zeigen, daß Rodletzellen zuerst in den Gefäßen auftreten, um später in den Bulbus arteriosus zu gelangen. MAYBERRY et al. (1986) nehmen an, daß keine Parasitennatur vorliegt. Sie diskutieren die Möglichkeit, daß es sich um einstige Fischparasiten handelt, die jetzt aber natürlicher Bestandteil der Fischzelle geworden sind, ähnlich wie man die Entwicklung von Mitochondrien aus Prokaryonten annimmt.

MORRISON und ODENSE (1978) stellen fest, daß die Rodletzellen bei verschiedenen Fischen einer Spezies konstante Größe besitzen, bei unterschiedlichen Spezies einer Art aber variieren: Zebrafisch - 7 µm lang, Flunder - 19 µm lang. Sie fehlen ganz bei Elasmobranchii. Außer von der Art hängt das Vorhandensein von Stäbchendrüsenzellen auch von der Populationsdichte - beengt gehaltene Goldfische enthalten weniger als freie - und von der Jahreszeit ab - im Frühjahr gefangene Fische besitzen weniger als im Spätsommer gefangene (LEINO, 1974). Mit steigendem CO₂-Gehalt des umgebenden Wassers nehmen die Rodletzellen zu (VICKERS, 1962). Bei Adaptation an Süßwasser (FEARNHEAD und FABIAN, 1971) nimmt die Zahl der Stäbchendrüsenzellen in den Kiemen von *Monodactylus argenteus* (Silberflossenblatt) ab.

5. Physiologie des Fischherzens

5.1. Herzgewicht

Das relative Herzgewicht ist bei Fischen mit 1 % des Körpergewichtes, verglichen mit dem Herz von Säugern (4,6 % kg KGW) und Vögeln (16 % kg KGW), sehr klein. Es kann sogar noch unter diesem Wert liegen (SUWOROW, 1959):

<i>Chimaera monstrosa</i> (Chimaeridae)	0,34 %
<i>Uranoscopus scaber</i> (Uranoscopidae)	0,50 %
<i>Latimeria chalumnae</i> (Crossopterygii)	0,57 %
<i>Gadus morrhua</i> (Gadidae)	0,60 %
<i>Pristiurus melanostylus</i> (Scyliorhinidae)	0,76 %
Breitkopfaal (Anguillidae)	0,92 %
Spitzkopfaal (Anguillidae)	0,69 %
<i>Cyprinus carpio</i> (Cyprinidae)	1,11-1,23 %
<i>Scomber scombris</i> (Scombridae)	1,17 %
<i>Sarda sarda</i> (Scombridae)	1,98 %
<i>Exocoetus volitans</i> (Exocoetidae)	2,50 %

Nach SKRAMLIK (1935) ist das prozentuale Herzgewicht desto kleiner, je seßhafter ein Fisch in seiner Lebensweise ist. So besitzen träge Grundfische das kleinste Herz, Hochseefische das größte (BUDDENBROCK, 1939). Das niedere Herzgewicht könnte auch die Folge der geringen Blutmenge sein, die bei Knochenfischen nur 1,5 - 3 % des Körpergewichtes beträgt (RENNER, 1971). Ein Zusammenhang mit der horizontalen Körperlage wäre ebenfalls möglich, da dadurch eine vertikale Bluthebung vermieden wird (STARCK, 1982).

5.2. Arbeitsweise

Das rein venöse Herz der Fische, *Cor venosum*, mit Ausnahme der Lungenfische, die ein *Cor arteriovenosum* (HYRTL, 1859) besitzen, ist mit dem Atmungskreislauf, der sauerstofffrei-

ches Blut in das Gefäßsystem bringt, in Reihe geschaltet. Bei den Lungenatmern werden dagegen Körper- und Lungenkreislauf parallel geschaltet.

Bei den höheren Wirbeltieren arbeitet das Herz mit einer Druckpumpenwirkung, d.h. Blut wird unter relativ hohem Druck aus dem linken Ventrikel ausgestoßen und erfährt im Körper durch die Kapillargebiete einen kontinuierlichen Druckabfall.

Da die Perikardhöhle der Fische eine sehr feste Wand hat, gibt sie Druckschwankungen nicht nach. Wenn das Herz sich kontrahiert, entsteht im Perikardialraum ein negativer Druck, der zu einem Einströmen des venösen Blutes in den sich erweiternden Sinus führt. Das Fischherz wirkt also als Druck- und Ansaugpumpe zugleich. Man nimmt sogar an, daß im Perikard ein ständiger Unterdruck von 2 - 5 cm³ Wasser herrscht (BUDDENBROCK, 1939).

Der Saugdruck der Herzkontraktionen beim Fisch ist sehr gering, da drei Kapillarnetze in den Gefäßkreislauf eingeschlossen sind: Kiemen, Organe, Pfortadersystem (SUWOROW, 1959). Das Herz wird in seiner Arbeit nicht nur durch die Saugwirkung der Perikardhöhle unterstützt, sondern auch durch die Atembewegungen des Schultergürtels und der Kiemenhöhle.

Bei den Elasmobranchen wird das Herz gar nicht mehr durch die vis-a-tergo (Rückstellkraft) des zum Herzen zurückströmenden Blutes gefüllt, sondern das Blut wird nur noch ins Atrium gesaugt. Dessen Innendruck liegt während der Diastole unter dem Umgebungsdruck, da es wie bei den Dipnoi in einem versteiften Perikard liegt. Die großen hinteren Kardinalvenen dienen als Reservoir für zum Herzen zurückkehrendes Blut, das sich hier während der Ventrikelsystole ansammelt, um anschließend in den Sinus venosus zu strömen (BONE und MASHALL, 1985).

5.3. Blutdruck

Der maximale Blutdruck im Fischkörper entsteht in den Kiemenarterien. Der größte Teil dieses Drucks geht auf dem Weg durch die Kiemen verloren. Da im nachgeschalteten Körperkreislauf ein sehr geringer Blutdruck herrscht, besitzt das Fischherz bestimmte Einrichtungen, die ein Ansaugen des venösen Blutes erlauben, so daß ein hoher Blutdruck nicht mehr erforderlich ist (BUDDENBROCK, 1939). Er ist in Arterien größer als in Arteriolen und in Kapillaren, am kleinsten in den Venen.

Tierart	Druck mm Hg	Gefäß
<u>Elasmobranchiei</u>		
Torpedo ocellata (Torpedinidae)	16 - 30	Kiemenarterie
Raja erinacea (Rajidae)	32 - 42	Kiemenarterie
Carcharias sorrah (Carchariidae)	20	Kiemenarterie
Scyliorhinus caniculus (Scyliorhinidae)	40 - 45	Kiemenarterie
<u>Teleostei</u>		
Lophotus cepedianus (Lephotidae)	37	Kiemenarterie
Silurus glanis (Siluridae)	18,5	Kiemenarterie
Esox lucius (Esocidae)	35,5	Kiemenarterie
Barbus barbus (Barbinae)	42,0	Kiemenarterie

(aus v. SKRAMLIK, 1935)

Je intensiver der Stoffwechsel eines Körpers ist, desto energischer muß die Blutzirkulation sein, die den Stoffaustausch einleitet. Als Maß für die geleistete Arbeit gilt beim Herzen die Blutmenge, die pro Zeiteinheit bewegt wird = Produkt aus Schlagfrequenz und Schlagvolumen. Der größte

ren Arbeit muß ein größeres Minutenvolumen entsprechen. Für den Fisch gibt es dafür noch keine vergleichenden Werte. So gilt einfach das prozentuale Herzgewicht als Maßstab für die Herzgröße (BUDDENBROCK, 1939). Die Transportleistung hängt vom Verhältnis Blutdruck zu Sauerstoffbedarf ab (BAUER-EISEN, 1953).

5.4. Herzs Schlag

Wie alle anderen Vertebraten besitzen auch Fische ein myogenes Herz, d.h. daß das Herz unabhängig von äußeren neuronalen Reizen tätig ist. Erregungs- und Kontraktionswellen breiten sich von bestimmten Schrittmacherzentren im Herzen über das gesamte muskulöse Organ aus. Das Myokard zeigt große Toleranz in bezug auf Azidose, Stress usw.. Eine Steuerung der Herztätigkeit erfolgt dabei durch bestimmte Faktoren, wie Katecholamine, Hormone, pH-Wert und extrazelluläre Ionenkonzentrationen.

Die Tätigkeit der Myokardzellen und damit letztendlich der Herzschlag hängt von der extrazellulären Kalzium-Ionenkonzentration ab (NIEDERGERKE et al., 1976). Das Kalzium spielt damit eine Schlüsselrolle zwischen Muskeleerregung und -kontraktion. Am Beispiel des Frosches zeigte NIEDERGERKE (1976), daß die Zellkontraktion vom Ca^{2+} -Einstrom während des Aktionspotentials abhängt. Der Ca^{2+} -Fluß wird durch das Plasmalemm kontrolliert, im Inneren der Zelle wirkt der AMP-Zyklus begrenzend. Es gibt auch Fische, die genau wie der Frosch ein rein spongiöses Herz besitzen, in dem das sarkoplasmatische Retikulum nur schwach entwickelt ist. Man findet bei diesen niederen Vertebraten jedoch keine Zonae occludentes als Zwischenzellkontakt, die geringen Leitungswiderstand zeigen (SOMMER und JOHNSON, 1969), sondern vorwiegend Desmosomen und disci intercalares. Bisher ist lediglich von der Flunder bekannt, daß sie kein sarkoplasmatisches Retikulum besitzt (SANTER und COBB, 1972). Die übrige

gen Teleostei, Cyclostomen und Elasmobranchii besitzen ein unterschiedlich ausgeprägtes sarkoplasmatisches Retikulum, jedoch meist ohne T-Tubuli. Bei dem geringen Zelldurchmesser der Myokardzellen beim Fisch sind wahrscheinlich keine T-Tubuli für den transversalen Kalziumtransport nötig. Die Kalziumionen können von der Zelloberfläche durch Diffusion rasch genug ins Sarkoplasma gelangen. So ist auch die periphere Lage der locker gepackten Myofibrillen der meisten Herzmuskelzellen zu erklären. Ob die Nexus, die viel seltener und kleiner als bei Säugern sind, auch der Reizleitung dienen, ist unklar (SHIBATA, 1977). Durch den geringen Zelldurchmesser liegen die kontraktilen Elemente somit nahe am Plasmalemm. Mitochondrien findet man zwischen, manchmal sogar innerhalb der Myofibrillen. Diese sind einzeln oder in Bündeln angeordnet und unterschiedlich in der Zelle verteilt.

	Myofibr.	Mitoch.
Salmo trutta	zentral	peripher (SANTER, 1974)
Pleuronectes platessa	peripher	zentral (SANTER und COBB, 1972)

Die Lage der Mitochondrien könnte für die Sauerstoffabhängigkeit wichtig sein. So liegen sie z.B. beim Hai zentral: dieser Fisch kommt lange ohne Sauerstoffzufuhr aus.

Im sarkoplasmatischen Retikulum liegt die Kalziumquelle, die zur Myokardkontraktion nötig ist. Es besteht auch ein Zusammenhang zwischen Ausbildung von sarkoplasmatischem Retikulum und Kontraktionsfrequenz (HASSELBACH und MAKINOSE, 1961). So ist bei einem gut entwickelten sarkoplasmatischen Retikulum auch eine schnellere Herzkontraktion möglich. Neben dem Volumen des sarkoplasmatischen Retikulums könnte auch ein Oberfläche/Volumen-Verhältnis der Zelle für die Ca^{2+} -Aufnahme wichtig sein.

Kalziumführende Kanälchen findet man bei fast allen Vertebraten, doch z.B. nicht bei *Eptatretus stoutii* (Myxinoidae), der auch von einer äußeren Kalzium-Ionenkonzentration völlig unabhängig ist. Er besitzt wahrscheinlich ein intrazelluläres Kalziumreservoir (HELLE und STORESUND, 1975). Die Forelle dagegen reagiert sehr sensibel auf eine Änderung der Kalzium-Ionenkonzentration. Bei ihr wird während eines hohen CO_2 -Druckes Kalzium nicht aus dem sarkoplasmatischen Retikulum freigesetzt (HELLE, 1983).

5.5. Kreislaufregulation

Bei allen Fischherzen wurde eine vagale, inhibitorische Innervierung nachgewiesen, nur wenige Arten zeigten auch stimulierende Reizantwort (GANNON und BURNSTOCK, 1969). Auf den Anstieg des venösen Füllungsdruckes reagiert das Herz entsprechend dem Starlingschen Gesetz positiv, d.h. daß mit steigender Füllung des Herzens auch das Schlagvolumen und damit die Herzarbeit zunimmt und mit steigendem peripheren Strömungswiderstand die Kontraktionskraft der Herzmuskelfasern größer wird. Bei steigender Aktivität mit einem allgemeinen Anstieg der Blutzirkulation kann die Wirkung der zirkulierenden Katecholamine auf die α -Rezeptoren in den verschiedenen Körperteilen verantwortlich gemacht werden. Vasomotorische Nerven wurden ebenfalls nachgewiesen.

Die Pumpleistung des Herzens (kardialer output) wird mehr durch das Schlagvolumen als die Herzfrequenz verändert (ROBERTS, 1978). Viele grundsätzliche Mechanismen der Säuger finden so bei den Knochenfischen ihr Gegenstück.

5.6. Herz und Atmung

Bei allen Wirbeltieren - am stärksten bei Fischen, in abgeschwächter Form bei Säugetieren - besteht eine Beziehung zwischen dem Rhythmus des Herzschlages und dem des Atemapparates (SHELTON und RANDALL, 1962).

Bei Fischen ist die Zahl der Herz- und Atemschläge etwa gleich. Dies könnte dadurch zustande kommen, daß der systolisch in die Kiemen gelangende Blutstrom reflektorisch eine Inspirationsbewegung erzeugt (*Gobio gobio* (Gobioninae), *Platessa pleuronectes*, *Scophthalmus maximus* (Scophthalmidae)). Dies bewirkt dann wieder eine Deformation des Herzbeutels, die zu einer Systole des Sinus venosus führen soll (WILLEM und WILLEM, 1926). GITTER (1933) stellt dagegen beim Aal nur eine ungefähre Übereinstimmung beider Rhythmen fest:

	Herzfrequenz/min	Atemfrequenz/min
<i>Anguilla anguilla</i> , 480 g (Anguillidae)	25	20
	24	21
	22	24
<i>Anguilla anguilla</i> , 510 g (Anguillidae)	26	24
	15	20
	24	28

(nach GITTER, 1933)

Doch ein reflektorisch erzeugter Atemstillstand ruft keineswegs einen Herzstillstand, sondern lediglich eine Schlagfrequenzverminderung hervor. Bei *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae) führt eine allgemeine elektrische und mechanische Reizung einzelner Organe zu einer synchronen Beeinflussung von Herzschlag und Atemrhythmus (LUTZ, 1930). Eine Ausnahme bildet die mechanische Reizung von Haut und Magen, die sich nur auf den Herzrhythmus auswirkt, und die Reizung von Kiemen und Pharynx, die nur die Atemfrequenz beeinflusst.

Im Vergleich der Beobachtungen von LUTZ (1930) und GITTER (1933) läßt sich erkennen, daß ein wechselseitiger Einfluß zwischen Herz- und Atemapparat zentralnervös bedingt sein muß. Vermutlich geschieht dies über den Vagus (STARCK, 1982).

5.7. Respiratorischer Metabolismus im Fischventrikel

Bei Elasmobranchii und Teleostei gibt es zwei Myokardschichten:

- Kortikalis mit Koronarsystem;
- Spongiosa mit Muskelzügen, von venösem Blut in Zwischenräumen versorgt.

In beiden Muskelschichten wurde bei *Thunnus thynnus* (Scombridae) eine gewisse respiratorische Aktivität an den Mitochondrien des Myokards festgestellt. Nach Glukose-Inkubation fand TOTA (1970) in der Spongiosa von *Thunnus thynnus* L. (Scombridae) einen höheren O_2 -Verbrauch als in der Außenschicht. Das gleiche Ergebnis erhielt er mit Succinat, kristallinem Cytochrom-c und Pyruvat als Substrat, so daß beide Schichten offensichtlich eine unterschiedliche metabolische Aktivität aufweisen.

Der Mitochondrienanteil beträgt in der äußeren Muskellage $28,7 \pm 1,8 \%$, in der inneren $32,2 \pm 2,7 \%$ des Muskelgewebes, wobei in der inneren und in der Verbindungsschicht dichtere Cristae vorhanden sind. Die Spongiosa sowie die Verbindungsschicht sind wahrscheinlich stoffwechselaktiver (BASILE et al., 1976).

Die Verteilung von ATP-ase und LDH ist in beiden Muskelschichten gleich. Bei der Regenbogenforelle sind Aktivität und Enzymmuster der LDH in Kompakta und Spongiosa im Sommer und Winter gleich, während die Aktivität der Cytochrom-c-Oxidase der Spongiosa im Sommer kleiner ist (POUPA et al., 1974).

Die Temperaturtoleranz der inneren Schicht liegt höher als die der äußeren. Dieser Unterschied geht auf die Stabilität der Mitochondrienmembran zurück (MARESCA, 1976).

Warum die Spongiosa eine höhere oxidative Kapazität besitzt, ist noch nicht bekannt. Die Verhältnisse sind vor der Geschlechtsreife umgekehrt, so daß ein hormoneller Einfluß diskutiert wird (MODIGH und TOTA, 1975). Die innere spongiöse Muskelfaserschicht ist aber auch der Teil des Ventrikels, der zwischen Skelettmuskulatur und den Kiemen als Oxygenator steht. Er ist somit einem höheren Laktatangebot und steigender Bluttemperatur ausgesetzt. Die höhere respiratorische Aktivität dieser Schicht könnte ein wirkungsvoller Mechanismus sein, um anfallendes Laktat der Herzmuskelzellen zu beseitigen (BASILE et al., 1975).

5.8. Myoglobingehalt des Ventrikels

Der Myoglobingehalt in der Hauptkammer des Fischherzens hängt mit der ökologischen Physiologie der Art zusammen. Myoglobin, der rote Muskelfarbstoff, ist ein Hauptbestandteil der quergestreiften Muskulatur bei Wirbeltieren. Bei *Thunnus thynnus* (Scombridae) besteht ein logarithmischer Zusammenhang zwischen Myoglobingehalt und Körpergewicht; das Herz von *Thunnus thynnus* (Scombridae) enthält sehr viel Myoglobin. Der Gehalt steigt von einer seßhaften bis zur sich ständig bewegenden Fischart gleichmäßig an. Bei *Thunnus thynnus* (Scombridae) wurden im Herzen und in der roten Muskulatur die höchsten Werte aller Fische gefunden (auch höher als bei den meisten Warmblütern; dabei bleibt unberücksichtigt, daß die Körpertemperatur von *Thunnus thynnus* (Scombridae) mit 34°C als warmblütig zu beurteilen ist). Im Gegensatz zu anderen bewegt *Thunnus thynnus* (Scombridae) seine Kiemen nur bei der Fortbewegung durch die rote Muskulatur: um zu überleben, muß er immer schwimmen. Beim jungen Tier (1 kg KGW) ist der Myoglobingehalt noch wesentlich hö-

her. Er steigt bis 50 kg KGW ständig an und sinkt dann bis 100 kg KGW leicht ab (GIOVANI et al., 1980).

Myoglobingehalt bei acht verschiedenen Meeresfischen:

Spezies	Aktivität	KGW in kg	Myoglobingehalt mg/g Ventrikelgew.
<i>Scorpaena porcus</i> (Scorpaenidae)	seßhaft	0,040-0,081	1,68 $\pm$ 0,31
<i>Scyliorhinus stellatus</i> (Scyliorhinidae)	seßhaft	1 - 2,1	1,90 $\pm$ 0,40
<i>Triglia lucerna</i> (Triglidae)	seßhaft	0,138-0,230	2,45 $\pm$ 0,35
<i>Alopias vulpinus</i> (Alopiidae)	aktiv	150 - 160	3,80 - 3,91
<i>Lepidopus caudatus</i>	aktiv	1,06 - 1,07	4,49 $\pm$ 0,12
<i>Xiphias gladius</i> (Xiphiidae)	sehr akt.	35 - 40	3,5 - 4,28
<i>Trachurus trachurus</i>	sehr akt.	0,155-0,162	6,10 $\pm$ 0,55
<i>Thunnus thynnus</i> (Scombridae)	sehr akt.	10 - 20 100 - 300	9,64 - 12,0 16,4 - 19,5

(nach GIOVANIA et al., 1980)

6. Herzeigene Blutversorgung

Das Herz besitzt unter allen Organen eine Sonderstellung. Um funktionstüchtig zu sein, ist es auf einen Konvektionstransport von Sauerstoff angewiesen, doch durch seine Funktion ermöglicht es diesen erst. Es verdankt also seine Sauerstoffversorgung seiner eigenen Arbeitsleistung.

Bei Warmblütern besteht ein eigener geschlossener Koronarkreislauf, dessen Wandzirkulation von der Herztätigkeit unabhängig ist. Kaltblütigen Wirbeltieren dagegen fehlt eine eigenen kardiale Vaskularisation. Viele Fische bilden dabei mit ihren zwei Herzmuskeltypen eine bemerkenswerte Ausnahme, da in einem Herz sowohl ein gefäßloser als auch ein vaskularisierter Myokardanteil vorkommen kann.

1. Eine spongiöse oder schwammartige Muskelwand mit einer lediglich sehr dünnen Kortikalis. Nach BENNINGHOFF (1933) ist die Struktur wie die eines Schwammes mit Hohlräumen. Muskelfasern verlaufen in drei senkrecht zueinander stehenden Richtungen. Nur der Abfluß in die Herzhöhle ist frei, wobei jede Höhle ihren eigenen Entleerungsmechanismus besitzt. Das Schwammwerk ist damit aktiv an der Blutzirkulation der Spongiosa beteiligt. Dies ist die morphologische Voraussetzung für die Konvektion.
2. Eine kompakte Muskelwand mit Gefäßsystem: ein subepikardiales Gefäßnetz verzweigt sich dabei an der Oberfläche, erst ab einer gewissen Dicke der Muskelwand strebt es in die Tiefe.

Die Wandzirkulation in den Sinusoiden der spongiösen Muskulatur stellt die primitive Form des Konvektionstransportes dar. Bei den Warmblütern ist durch einen vollständig unabhängigen Koronarkreislauf der Konvektionstransport höher organisiert.

Der Herzmuskel ist mechanisch sehr gut belastbar, da er sehr fest ist. Am stabilsten ist ein kompakter Herzmuskel. Die Kompakta ist also die Folge einer höheren mechanischen Beanspruchung bei bestimmten Wirbeltieren (besonders Vögel).

Der Koronarkreislauf ergibt sich dabei aus dem erhöhten Sauerstoffbedarf und größeren Diffusionsstrecken (BAUEREI-SEN, 1953). Bei den beiden Ventrikelwandtypen Spongiosa und Kompakta kann man, bezogen auf die Ventrikelstruktur, vier Arten unterscheiden:

1. Gefäßlose Spongiosa
2. Vaskularisierte Spongiosa
3. Gefäßversorgte äußere Kompakta, gefäßlose innere Spongiosa
4. Gefäßversorgte Kompakta und Spongiosa

Bei den Teleostei sind alle vier Arten vertreten (SANTER, 1976; VOBORIL und SCHIEBLER, 1970). Bei allen Fischen (außer den Lungenfischen) befindet sich lediglich venöses Blut im Herzen.

HYRTL (1859) berichtet in seiner "Vorläufigen Anzeige über gefäßlose Herzen", daß sich das Fischherz wie das von beschuppten Amphibien verhält, wobei die Herzarterie meist aus dem rechten Bulbus entspringt und nur die Kortikalis Gefäße enthält. Nur das Herz der Ganoiden ist in allen Schichten vaskularisiert. Acipenser besitzt starke Äste der Arteria coronaria mit Kapillargefäßnetzen. "...Das Herz von Rochen und Chimaeren soll ähnlich sein...".

Die Cyclostomata besitzen das primitivste Wirbeltierherz. Es ist gänzlich ohne Koronargefäße. Die herzeigene Blutversorgung erfolgt nur durch intertrabekuläres Blut. So zeigt *Ammocoetes tobianus* einen Ventrikel mit rein spongiösem Myokard, dessen intertrabekuläre Spalten bis unter das Epikard reichen (GRANT und REGNIER, 1926). Bei allen anderen Fischen werden Thebesianische Gefäße zwischen Koronarien und Trabekelräumen gefunden. Dies sind Verbindungen zwischen dem koronaren und intertrabekulären Blutgefäßsystem. Sie können bei Aal und Rochen durch Tuscheinjektion nachgewiesen werden (GRANT und REGNIER, 1926).

Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen haben VOBORIL und SCHIEBLER (1970) 56 Herzen von Cyclostomata, Elasmobranchii und Teleostei untersucht. Alle Arten haben ein subepikardiales, reich verzweigtes Netz von Arterien und Venen. Der Ur-

sprung der herzversorgenden Strombahn ist weit vom Herzen entfernt. Die Arterien entspringen

1. von kranial aus den beidseitigen epibranchialen Arterien des dritten Kiemenbogens. Bis zu drei dieser kranialen Arterien ziehen am Truncus arteriosus entlang zur Bulbus-Kammergrenze, wo sie sich weiter verzweigen. Kleinere Äste ziehen selbständig zum Vorhof (bei *Mugil cephalus* (Mugilidae) eine Arterie, bei *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae) eine bis drei) und gelangen durch die Kompakta ins Myokard;
2. aus der dorsalen Aorta treten von kaudal und lateral Gefäße über die Ligamenta cardialia an das Herz (Lampetra). Sie können auch in einem gefäßführenden Bindegewebsstrang, dem Frenulum, verlaufen (*Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae), *Torpedo ocellata* (Torpedinae)).

So hat der Hai zwei Arterien dorsal und ventral am Bulbus, die auch Vor- und Hauptkammer versorgen. Es können auch eins bis vier Gefäße sein (*Mustelus* (Triakidae)) oder ein ventrales und zwei dorsale (*Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae)) oder zwei ventral und eines dorsal (*Squatina squatina* (Squatinae)). Rochen besitzen für die Versorgung von Bulbus arteriosus, Ventrikel und Atrium rechts und links am Bulbus cordis ein Gefäß.

Bei den Ganoidae findet man eine Arterie aus dem vierten Kiemenbogen, die über den ventralen Truncus arteriosus in das Herz führt. Sie teilt sich am Bulbus in eine ventrale und dorsale Arterie, die als ein Stamm bestehen bleibt oder sich teilt (*Orthogoriscus mola*).

Die Dipnoi besitzen, aus dem rechten Hypobranchialgefäß kommend, eine ventrale Koronararterie. Der Aal hat viele Ligamenta zwischen Herz und Perikard. Die Gefäßversorgung erfolgt

1. aus dem cephalischen System der vierten efferenten Branchialgefäße über den Truncus arteriosus; die Zweige gehen dabei aus dem Perikard an den Bulbus arteriosus, wo sie sich in eine rechte und linke cephalische Koronarar-

terie teilen. Sie können in Größe und Lage unterschiedlich sein;

2. über kaudale Gefäße, die durch das Perikard hindurchführen; dabei kommen aus parietalen Zweigen der dorsalen Aorta Hauptarterien, die das Perikard, das Septum transversum und die Körperwand dieser Region versorgen. Sie gelangen über fibröse Züge an das Herz. Von jeder Seite treten an Spitze und Basis zwei Arterien heran. Es sind hier wieder Variationen möglich, dabei zeigt sich jedoch die rechte Seite konstanter als die linke, die Seiten konstanter als die Spitze.

Mit der Rückbildung der Ligamenta cardialia verschwinden auch die kaudalen Gefäße, so daß nur die cephalische Versorgung bestehen bleibt.

Bei fast allen Fischen gibt es zwei seitliche Arterien, die aus dem coracoiden Arm der Arteria subclavia stammen. Die Coracoid-Arterie teilt sich hierfür am lateralen Perikard in zwei Arme:

1. die laterale Koronararterie, die durch das Herzlumen zum lateralen Ventrikel führt und Zweige an den Sinus venosus abgibt;
2. Gefäße, die die zweite Ventrikelhälfte und das Nachbargewebe versorgen.

Alle Arterien anastomosieren miteinander, wobei einzelne Zweige manchmal fehlen können (GRANT und REGNIER, 1926). Die Venen bilden subepikardiale Netze mit Kapillaren, die bei den Teleostei dem Verlauf der Arterien entsprechen. Der venöse Abfluß erfolgt über drei Wege:

1. vom Bulbus über die Venen am Truncus arteriosus in die Vena cardialia anterior;
2. aus dem Kammerbereich in den Vorhof (am Ostium atrioventriculare) zu den Thebesianischen Gefäßen in das Atrium;
3. von der Vorhof-Kammergrenze und den Kammervenen in den Vorhof und von dort über die Vorhof-Sinusgrenze in den Sinus.

Bei den Elasmobranchii bilden die Venen subepikardiale Maschen mit dazwischenliegenden Kapillaren. Kapillaren werden hier in der Spongiosa und Kompakta gefunden (VOBORIL und SCHIEBLER, 1970). Die Kapillaren bilden polygonale Maschen im Myokard, die bei Scyllium lang ausgezogen und unregelmäßig verlaufen. Es bestehen dabei deutliche trichterförmige Verbindungen von der herzeigenen Strombahn mit dem Herzlumen, ausgenommen am Bulbus. Zusätzlich findet man röhrenartige Einbuchtungen am Lumen, vergleichbar mit den Thebesianischen Gefäßen der Säuger. Dadurch gelangt Blut aus der Herzwand in das Atriumlumen. Auch die Trabekel der Spongiosa sind vaskularisiert, die Vorhöfe weniger.

Bei *Torpedo ocellata* (Torpedinae) und *Mugil cephalus* (Mugilidae) sind längliche Maschen nur in der oberflächlichen Schicht der Kompakta zu beobachten.

Auf der Herzoberfläche zeigen die Arterien typische Verzweigungen, während die Venen verschiedene Abflußwege besitzen. Die Ligamenta cardialia sind wichtig für den Zu- und Abfluß. Bei *Lampetra* sind sie auf der gesamten Oberfläche zu finden.

Den Ventrikel drainierende Venen fehlen nach HYRTL (1857) beim Aal. Bei ihm verlaufen die Venen variabel. Cephalische Venen drainieren das obere Bulbusende, rechts und links getrennt. Sie durchstoßen das Perikard und vereinigen sich mit den Perikardvenen und denen von der seitlichen Muskulatur, um in die entsprechende Jugularvene zu münden. Die Kaudalvenen zur Entsorgung des Ventrikels und des unteren Bulbus sind mit fibrösem Material umkleidet. Sie münden in die Venae epigastricae, um schließlich nahe dem Sinus venosus in die Vena hepatica zu fließen. Die Gefäße können aber auch weiter nach kaudal führen und die Körperwand entsorgen. Die stärkere Vene, meist die rechte, läuft dann in die Mediane und wird zur medianen Abdominalvene. Zwischen allen Koronarvenen findet man freie Anastomosen. Die vier kaudalen Venenstämme werden manchmal durch kleinere ersetzt.

Bei einigen Arten gelangen die Koronarvenen nicht durch das Perikard hindurch, sondern bleiben dorsal auf dem Ventrikel liegen, wo sie einen rechten und linken Stamm bilden. Dieser mündet nahe der Sinoatrialklappen in den Sinus venosus oder direkt ins Atrium. Bei diesen Fischen gibt es eine dritte Gruppe kleinerer Venen für die Dränage des dorsalen Ventrikels. Sie führen mit einer oder mehreren Öffnungen in den hinteren Sinus.

Andere Arten haben eine Zwischenstufe entwickelt. Nur die rechte oder linke Vene, meist die rechte, verläßt das Herz, um in die entsprechende Vena epigastrica zu münden. Dagegen bleibt die andere am Herzen und führt in den Sinus venosus.

Beim Aal verlaufen Arterien und Venen gleich, so daß auch die Venen extrakardialen Ursprungs sind. Sie fließen durch alle Bänder hindurch zu den nächsten größeren Stämmen. Die kaudalen Venen sind die stärksten.

Am Beispiel von *Anguilla anguilla* (Anguillidae) zeigt sich die Tendenz der Venen, das Fischherz nicht mehr zu verlassen, sondern in den Sinus venosus zu münden (GRANT und REGNIER, 1926).

Die Anordnung und Bluternährung der Herzmuskulatur unterscheiden sich deutlich bei Cyclostomata, Elasmobranchii und Teleostei und haben Beziehung zur phylogenetischen Stellung dieser Tiere. Das Myokard der Fische mit leichtem Körpergewicht (*Lampetra fluviatilis* (Petromyzonidae), *Labrus*) besteht fast nur aus Spongiosa, die durch Diffusion aus dem Kammerlumen ernährt wird. Die Kompakta bildet nur eine dünne Muskellage. Bei schweren Fischen (*Torpedo ocellata* (Torpedinae), *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae)) ist die Kompakta dagegen klar begrenzt. *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) besitzt sogar eine mittlere longitudinale und zwei umgebende kompakte Muskelschichten. Die Kompakta hat einen Anteil von 8 - 12 % an der gesamten Herzwand und wird durch die Kapillaren der Koronararterien versorgt. Die absolute Dicke der Kompakta nimmt mit steigendem Körper- und Herzgewicht

signifikant zu, d.h. sie ist bei *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae) am dünnsten, bei *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) am stärksten. Es bestehen viele Verbindungen zwischen den intertrabekulären Räumen und den Koronarien. Die Spongiosa wird nur durch Diffusion versorgt, wobei die intertrabekulären Räume nur zum Herzlumen gehören und primitiven Blutbahnen mit Endokardauskleidung entsprechen. Nur bei den Elasmobranchii besitzen die Trabekel der Spongiosa Kapillaren (*Torpedo ocellata* (Torpedinae), *Scyliorhinus caniculus* (Scyliorhinidae)).

Die Kapillarwand wird überall von flachen Endothelzellen gebildet, die sich nur am Kern vorwölben. Die Zellen sind miteinander verzahnt und sitzen auf einer durchgehenden Basalmembran. Im Zytoplasma findet man viele pinozytotische Vesikel, lange Zellfortsätze ragen bisweilen ins Gefäßlumen. Eingestreut finden sich Perizyten und Kollagenfasern (OSTADAL und SCHIEBLER, 1971).

Bei *Clupea harengus* (Clupeidae), *Esox lucius* (Esocidae) (ALLIS, 1912), *Misgurnus fossilis* (Cobitidae) (POLLAK, 1961) und *Perca fluviatilis* (Percidae) (POLLAK, 1960) tritt die *Arteria hypobranchialis media* selbst ins Perikard. Von ihr wird bei *Caregonus lavaretus* (Caregoninae) eine *Arteria coronaria dorsalis* abgegeben, die dorsal des *Truncus arteriosus* zum Herzen zieht.

Durch die Vereinigung der ventralen Verlängerungen der *Arteriae efferentes III* entsteht bei *Scomber scombrus* (Scombridae) eine *Arteria coronaria dorsalis* unabhängig von der *Arteria hypobranchialis media*. Bei *Triglia gurnardus* (Triglididae) entspringt sie asymmetrisch aus der *Arteria efferens sinistra III* (PETUKAT, 1965). Kurz bevor sie in die *Arteria hypobranchialis media* mündet, geht bei *Ophiodon elongatus* (Hexagrammidae) (ALLEN, 1905) eine Versorgungssader für das Herz von der *Arteria efferens sinistra III* ab. Sie läuft dann dorsal über den *Truncus arteriosus* und gabelt sich in eine *Arteria coronaria dorsalis* und *ventralis*, die dorsal und ventral des *Truncus arteriosus* zum Herzen ziehen.

Bei *Microgadus tomcod* (Gadidae) (SYLVESTER, 1904) wird von der Arteria hypobranchialis kurz nach ihrer Entstehung eine Koronararterie abgegeben, die Anastomosen zwischen der inneren Hemibranchie der Arteria efferens sinistra III mit der Versorgungsader des Herzens bildet.

Aus dem vierten Kiemenbogen erfolgt die Herzversorgung bei *Clarias lazera* (Siluriformes). Von den Arteriae efferentes II zweigt bei *Conger conger* (Congridae) (SYLVESTER, 1904) und *Anguilla anguilla* (Anguillidae) (MOTT, 1950) eine Ader ab, die über die Kiemenspalten nach kaudal zieht und nach ventral zum Herzen abbiegt.

Bei *Osmerus eperlanus* (Osmeridae) geht von jeder Arteria subclavia ein Seitenzweig über die Ligamenta cardialia ans Herz. Von ventral führt bei *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) (COLE und JOHNSON, 1901) ein Seitenzweig der Arteria hypobranchialis media ans Perikard. Bei älteren Schollen tritt ein ausgeprägtes epikardiales Gefäßsystem auf, das einen arteriellen und einen venösen Schenkel besitzt. Es gehört nur dem Epikard an und dringt nicht ins Myokard ein, liegt aber sehr myokardnah. Sein Ursprung ist nicht extrakardial. Die meisten Gefäße finden sich an der Herzspitze. Die Arterien bestehen aus Intima, Media und Adventitia, das Lumen hat 20 - 50 µm Durchmesser. Über Bindegewebszüge gibt es direkte Übergänge zum Ventrikellumen, das Endokard bildet dabei das Gefäßendothel. Die Venen sind dünnwandig mit einem runden Durchmesser von 15 - 55 µm. Im Verlauf fallen sinusartige Erweiterungen bis 950 µm auf, die vielleicht einen Venenplexus im Myokard darstellen. Dadurch können die Epikardgefäße die äußersten Trabeculae mit versorgen. Das Blut in diesen Gefäßen kommt aber aus dem Kammerlumen, ist also rein venös (SANTER, 1976).

Die Gefäßversorgung des alten Schollenherzens stellt damit einen Übergang zwischen dem avaskulären jungen Schollenherz und der koronarversorgten *Compacta corticalis* z.B. der Foelle her (YAMAUCHI und BURNSTOCK, 1968).

6.1. Koronargefäßveränderungen

Im Lebenszyklus mancher Fische gibt es eine Besonderheit durch Veränderung der Koronargefäße, die sogar zum Tod führen kann. Sie tritt immer zur Laichzeit auf.

So zeigt die anadrome Regenbogenforelle während der Fortpflanzungsperiode eine Auffaserung und Verdoppelung der Lamina elastica interna mit Hyperplasien und unregelmäßigen Gefäßquerschnitten im Verlauf der gesamten Koronararterien. Die Media kann fibrös verändert sein. Auch bei Venen können arteriosklerotische Erscheinungen sichtbar werden.

Die Schwere der Veränderungen ist abhängig vom Laichen, der Sexualreife und dem Alter. Die Läsionen scheinen nach dem Laichen wieder zu heilen und sind damit reversibel (VAN CITTERS und WATSON, 1968). Die Arteriosklerose der Regenbogenforelle z.Z. der Fortpflanzung führen MCKENZIE et al. (1979) auf den Einfluß von Gonadotropinen zurück.

Auch beim Lachs konnten herdförmige Muskelzellproliferationen, vor allem in den größeren Koronargefäßen, nachgewiesen werden (MOORE et al., 1976).

7. Regulation der Herztätigkeit durch Nerven

7.1. Innervierung und Reflexe des Fischherzens

Das Herz besitzt ein eigenes unspezifisches Erregungssystem. Es entwickelt sich aus Muskelfasern und liegt im Herzen selbst. Es erzeugt die Impulse, die die Herzkontraktion auslösen. Das Fischherz ist deshalb autonom. Die Impulsfrequenz wird durch das autonome Nervensystem geregelt, doch in erster Linie geben die Muskelfasern den Erregungsimpuls weiter. Histologisch und morphologisch kann das System der Erregungserzeugung und -weiterleitung bei Fischen nicht immer nachgewiesen werden. Es gibt keine Purkinje-Fasern oder Hiss'sche Bündel. Obwohl besondere, impulsleitende Muskelfasern nicht nachgewiesen werden können, muß ihre Existenz doch angenommen werden (HARDER, 1975).

Das Herz wird von cholinergen Fasern innerviert (ausgenommen *Eptatretus stoutii* (Myxinoidae) mit seinem aneuralen Herzen), eine sympathische Innervation fehlt. Der Tonus des Nervus vagus variiert und wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst. Einige Fische besitzen keinen vagalen Tonus und erscheinen wie isolierte Säugerherzen mit gestiegenem venösen Rückfluß, der einen höheren Ausstoß bedingt. Im Herzen einiger Fische wurden adrenerge Rezeptoren gefunden. Diese könnten zusammen mit einem wechselnden Gehalt von Katecholaminen eine Rolle in der Regulierung der Herztätigkeit spielen. Veränderungen im Blutausstoß aus dem Herzen sind normalerweise mit anderem Schlagvolumen und veränderter Schlagfrequenz gekoppelt (RANDALL, 1968).

Bisher wurde nur eine inhibitorische, vagale, parasympathische Innervation beim Teleosteer vermutet, aber GANNON (1971) zeigte die Existenz exzitatorischer, adrenerger, sympathischer Innervierung bei *Salmo trutta* und *gairdneri* (Salmonidae) am Herzen.

Der Vagus ist der einzige Herznerv. Er besitzt cholinerge und adrenerge efferente Fasern sowie kardio-inhibitorische und -steigernde Ausgänge (GANNON, 1971).

Das autonome Nervensystem besteht bei Fischen aus

1. einem kranialen autonomen Nervensystem und
2. einem spinalen autonomen Nervensystem.

Cyclostomen: X. + VII. + IX. Gehirnnerv (Herz, Augen, Eingeweide);

Elasmobranchii: III. + VII. + IX. + X. Gehirnnerv (Auge, Pharynx, Herz, Magen);

Teleostei: III. + X. Gehirnnerv (Auge, Herz, Kiemen, Viszera)

Dipnoi: X. Gehirnnerv + wenig aus III. Gehirnnerv (Lunge, Herz, Darm)

(myelinisiert und nicht myelinisiert). Die dortigen Muskelzellen erhalten nicht myelinisierte Fasern aus einem feinen Plexus um die Muskelfasern = postganglionäre kraniale autonome Fasern (LAURENT, 1962). Mechanisch-sensorische Nervenendigungen liegen im Subendokard.

Bei der Scholle gibt es keine Ventrikellinnervierung. Bei der Regenbogenforelle verlaufen Nerven in der Adventitia von Koronargefäßen: nicht kardiale Nerven aus dem vierten Paar der efferenten Branchialarterie und eine kardiale Quelle aus dem Vagus (MOTT, 1949).

Ein hemmender kardialer Reflexbogen aus vagalen cholinergen Fasern führt durch seine negative inotrope Wirkung zur Bradykardie. Herzstillstand kann auch bei Reizung von Kiemen, Flossen und Intestinum auftreten, ebenfalls bei Hypoxie und Anoxie (MOTT, 1951).

Ein erregender Reflex ergibt sich aus steigendem Sauerstoffverbrauch, der zu erhöhtem Blutausschlag führt. Eine Reduktion der Vagushemmung oder der Einfluß von Katecholaminen steigern die Herzaktivität, genauso ein erhöhter Bluteinstrom in den Sinus venosus und das Atrium.

Das Fischherz besitzt efferente (herzregulatorische) und afferente (sensorische) Innervation (LAURENT, 1962).

7.2. Herzinnervierung bei verschiedenen Fischarten

Bei *Carcharias sorrah* (Elasmobranchii) existieren Nervenbündel in der Sinuswand, an der sinoatrialen Verbindung gibt es ein Netzwerk von Ganglienzellen. Einige Nerven führen ins Atrium und durch den *Canalis auricularis* an die A-V-Überleitung, wo ein Nervenplexus entsteht. Durch den A-V-Ring führen Fasern zu einigen *Columnae carneae*. Für die Innervierung des Konusepikards liegen einige Ganglienzellen an der Ventrikel-Konusverbindung (NAIR, 1969).

Das Fischherz steht normalerweise unter einem starken Vagotonus. Die Vagusimpulse zwingen das Herz, langsamer zu schlagen. So schnellst nach Vagotomie die Herzfrequenz hinauf. Isolierte Herzen haben dadurch eine höhere Schlagfrequenz. Sympathische Innervation fehlt also. Der Vagotonus, der erhöht oder verringert werden kann, ermöglicht die Regulierung des Herzschlages nach beiden Seiten (BUDDENBROCK, 1939).

Beim aneuralen Herz von *Polistotrema stoutii* (Myxinoidae) gibt es keine herzregulierenden Nerven. Das Herz ist mit dem eines Embryos vor der Nerveneinsprossung vergleichbar und wird nur durch Einflüsse reguliert, die die Herzmuskulatur direkt betreffen (Spannung, Ernährung). Blutvolumen und Blutdruck, die am Herzen wirksam werden, beeinflussen die Herzarbeit (GREENE, 1962). Durch erhöhten Blutzustrom steigt die Kontraktionskraft, ein systolischer Druck von über 30 mm Hg kann dabei entstehen. Epinephrin hat kaum Einfluß auf den Ventrikel, Reserpin verlangsamt seine Tätigkeit (CHAPMAN et al., 1963).

In seinen Versuchen fand JENSEN (1965) bei *Eptatretus stoutii* (Myxinoidae), daß die Membranpotentiale am Herzen niedriger sind als bei anderen Fischen. Er fand außerdem in allen Herzkammern Zellen, die den elektrophysiologischen Charakter eines Schrittmachers haben. Er spricht dem Herzen von *Polistotrema stoutii* (Myxinoidae) damit neurogenen Charakter zu. Da das Herz keine Nervenverbindungen besitzt, ist noch nicht

klar, wie die Regulation erfolgt. Auf erhöhten Blutdruck antwortet das Herz durch Anwachsen der Kontraktionskraft. Es wird *in vitro* und *in vivo* nur durch das Starling'sche Gesetz kontrolliert (CHAPMAN et al., 1963).

Bei *Myxine* konnte man im Herzen weder Nervenzellen noch chromaffine Zellen finden, obwohl manche Muskelzellen chromaffine Reaktion aufweisen. Die Reizung von Vagus, Medulla oblongata und großen herznahen Venen hat keinen Einfluß auf den Herzrhythmus.

Lampetra fluviatilis enthält Vagusfasern entlang der medianen Jugularvene. Im Sinus venosus, Atrium und Ventrikel findet man zwei Ganglionzelltypen. Besonders das Atrium enthält chromaffine Zellen, die möglicherweise mit den kleinen Ganglionzellen identisch sind. Die Vagusreizung führt zu einer Beschleunigung der Herzschlagrate, gefolgt von einer Bradykardie. Im Gegensatz zu den Myxinoiden besitzen also *Petro-myzontiden* nervöse Elemente am Herzen (AUGUSTINSSON et al., 1955).

Bei Aal und Katzenhai werden nicht myelinisierte Nervenfasern gefunden. Sie haben einen Durchmesser von 0,5 - 4,0 μ m und liegen nahe dem Plexus sinoatriale. Man erkennt die Zellen an dem dünnen Neurolemm, das sie von den umgebenden Kollagenfasern trennt. Isolierte Nervenfasern von 1 μ m Durchmesser treten in die Muskelfasern ein. An der Eintrittsstelle formen beide Plasmalemmata eine Doppelmembran, die ca. 300 Å dick ist. An den Fasern sind hier synaptische Vesikel sichtbar. Es handelt sich dabei um eine neuro-muskuläre oder -ganglionäre Synapse. Auch eine sensible Innervation wird nachgewiesen (COUTEAUX und LAURENT, 1958).

Bei der Schleie trennt sich der Herzarm des zehnten Gehirnnervs von einem der vielen Vagusarme, der die Ösophagusmuskulatur innerviert, die das dorsale Dach der Perikardhöhle bildet. Er führt dann nach ventral über die Verbindung von Jugularvene und Ductus cuvieri und verläuft weiter entlang der Vordergrenze des Sinus venosus, um an der Basis der sinoauriculären Verbindung ins Herz einzutreten. Hier teilt

sich der Nerv: ein Zweig läuft nach kranial zur A-V-Verbindung, der andere zieht nach dorsal ins Atrium.

Der Ramus cardiacus des Vagus der Schleie enthält efferente cholinerge Fasern. Eine afferente Aktivität ist nicht feststellbar, obwohl afferente Anteile enthalten sein können. Der Ramus cardiacus ist der einzige Nerv am Herzen. Die direkte neurale Regulation ist also cholinerg mit hemmendem Effekt auf die Herzschlagrate. Der Vagus spielt auch eine Rolle in der Vermittlung zwischen Herzschlag und Atmung (RANDALL, 1966).

Bei *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) läuft ein Arm des Vagus über den Ductus cuvieri in den Sinus venosus, wo er einen Plexus bildet, der in die Sinoatrialregion reicht. In diesem Plexus befinden sich viele Ganglionzellen mit Endigungen vom cholinergen Typ. Da hier Azetylcholin als Transmitter lokalisiert werden kann, handelt es sich wahrscheinlich um das parasympathische Herzganglion. Die Innervierung des Vorhofes ist am sinoatrialen Ende dicht, zum Ventrikel hin dünner. Dieser ist wahrscheinlich aneural, möglicherweise infolge des Fehlens von Koronargefäßen, die als Weg für die Innervierung dienen könnten. Die meisten der intramuralen Axone enthalten eine große Anzahl kleiner Vesikel und sind cholinerg: Azetylcholin wird an den Membranen freigesetzt. Andere Fasern enthalten weniger größere granulierte Vesikel zwischen den kleinen. Doch diese sind nicht adrenerg, da sie sich nach Reserpingaben nicht entleeren. Nirgendwo im Herzen konnten adrenerge Nerven gefunden werden, auch keine fluoreszierenden, Katecholamin enthaltenden Fasern (SANTER und COBB, 1972).

Bei *Puntius ticto* (Zierbarben) liegen spezialisierte Leitungsmuskelfasern an der ventrolateralen Wand des Atriums, besonders lateral und ventral der A-V-Öffnung, und bilden das atrioventrikuläre Verschlussskissen. Es wird angenommen, daß diese Muskeln den Reiz für die Kontraktion erzeugen und weiterleiten und somit als Schrittmacher fungieren. Es sind relativ dicke, miteinander verbundene Muskelfasern, die

sich besonders anfärben. Diese histologisch auffallenden Fasern bilden das A-V-Verschlußkissen. Die Position ist vergleichbar mit der der A-V-Bündel bei Vögeln und Säugern. Es besteht Kontinuität zwischen dem A-V-Kissen und den Muskeln der sinoatrialen Verbindung, ähnlich zwischen Ventrikelmuskelfasern und denen der A-V-Öffnung (SAHAI und CAWLA, 1969).

Das Herz von *Salmo trutta* (Salmonidae) weist drei Schrittmacherzentren auf, die die Impulse für die Herzkontraktion auslösen:

1. Am kaudalen Ende des Vorhofes; hier starten die Kontraktionen und breiten sich über das ganze Herz aus. Dieser Schrittmacher ist bei allen Knochenfischen als der Vorhof-Schrittmacher bekannt.
2. Am distalen Ventrikelende für die Ventrikelpulsation. Das ist nur beim Europäischen Glasaal, aber nicht beim adulten Tier, beobachtet worden (GRODZINSKI, 1954).
3. Am Canalis reuniens, wo die Stimuli des Atriums zum Ventrikel übergeleitet werden. Dieser Schrittmacher könnte dem aurikuloventrikulären Zentrum entsprechen.

Nach der Abtrennung vom Atrium wird die Ventrikelkontraktion beschleunigt.

7.3. Autonome Fischherz-Innervierung

Bei den Myxinoiden ziehen Nervenfasern (vom Vagus?) an den Sinus venosus. Elasmobranchii erhalten am Herz zwei Fasern des Vagus. Teleostei besitzen ein Nervenpaar, bilateral aus dem Vagus kommend, zum Sinus venosus. Bei den Dipnoi ist das Herz ebenfalls vagusversorgt (LAURENT, 1962).

Intrakardialer Verlauf der Nervenfasern: Teleostei besitzen drei Nervenfasernarten:

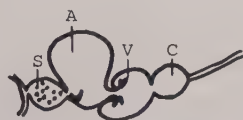
1. schmale, myelinisierte,
2. große, myelinisierte,
3. nicht myelinisierte mit unterschiedlichem Durchmesser.

Hauptsächlich an der sinoatrialen Verbindung befindet sich ein Plexus (Schrittmacherzentrum). Er besteht aus einem Netzwerk von Nervenfasern und Nervenzellkörpern (LAURENT, 1962) mit

- a) unipolaren Neuronen (auch im Aurikularkanal);
- b) axo-somatischen Verbindungen zwischen kleinen myelinisierten Fasern und Ganglienzellen;
- c) postganglionären, nicht myelinisierten Fasern (LAURENT et al., 1983).

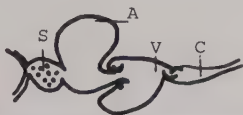
Nach SKRAMLIK (1935) können am Fischherzen drei verschiedene autonome Schrittmacherzentren auftreten.

Typ A: bisher nur bei der Familie der Aale (*Anguilla anguilla*, *Conger conger*) gefunden; bildet Zwischenstellung zwischen B und C, mit drei Zentren im Sinus, im Ohrkanal und im A-V-Trichter;

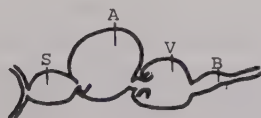


S = Sinus venosus
A = Atrium cordis
V = Ventriculum cordis
C = Conus arteriosus

Typ B: charakteristisch für Selachier (*Scyllium*, *Acanthias*, *Raja*, *Torpedo*); ist wichtigster Schrittmacher im Sinus, im A-V-Trichter und mit geringerer Bedeutung an der Basis des Truncus arteriosus;



Typ C: ist bei Teleostei am weitesten verbreitet (*Cyprinus carpio* (Cyprinidae), *Salmo trutta* (Salmonidae), *Esox lucius* (Esocidae), *Pleuronectes platessa*, *Gadus morhua* (Gadidae)); Sinus hat hier Bedeutung als Automatiezentrum verloren, aber ein neues, sehr begrenztes, erscheint im Ohrkanal an der Sinus-Vorhofsgrenze.



B = Bulbus arteriosus

(nach SKRAMLIK, 1935)

Bei manchen Fischen tritt nach mechanischer Reizung eine umgekehrte Schlagrichtung auf. An der Grenze zwischen zwei Herzabteilungen kommt es zu einer deutlichen Reizleitungsverzögerung. Die Überleitungszeiten sind verschieden, je nachdem, ob die Erregung in Blutflußrichtung oder entgegengesetzt verläuft (SKRAMLIK, 1927). Am merkwürdigsten sind Fische, bei denen die Leitung in verkehrter Richtung schneller erfolgt als normal.

Tierart	Zeit z. Passieren d. Vorhof-Kammergrenze	
	in Blutfluß- Richtung	in umgekehrter Richtung
Scyliorhinus caniculus (Scyliorhinidae)	0,30 sec	0,20 sec
Salmo trutta (Salmonidae)	0,25 sec	0,18 sec
Torpedo ocellata (Torpedinae)	0,50 sec	0,40 sec

An der A-V-Grenze gibt es verschiedene Reizbündel, deren Reizleitungsvermögen ungleich ist. Es gibt Stellen, die in beide Richtungen leiten und andere, die nur in eine Richtung leiten (BUDDENBROCK, 1939).

Innervation des Sinoatrialringes: Ganglienzellen liegen am Sinoatrialgebiet und im Aurikularkanal. Es sind mehr als 1000 pro Herz. Hier wird jede Muskelzelle von mindestens einer Nervenzelle versorgt, und es erfolgt die Anregung von und die Kontrolle über den Herzschlag.

Vorhofinnervierung: Hier befinden sich nur wenige Nerven, sie nehmen zum Ventrikel hin zu. Nerven befinden sich in den Trabeculae, wahrscheinlich auch afferente und freie Nervenenden.

Hauptkammerinnervierung: Es gibt vier Innervierungsgebiete: A-V-Kanal, Epikard, Kompakta und Spongiosa. Der A-V-Kanal entspricht funktionell dem Sinoatrialring = 2. Schrittmacher. Er erhält zwei Nervenbündel aus dem sinoatrialen Plexus.

8. Humorale Kontrolle des Fischherzens

8.1. Intrakardiale humorale Kontrolle

Herzschlagrate und -volumen werden außer durch das Starling'sche Herzgesetz und Innervation auch durch zirkulierende Substanzen ("Hormone") beeinflusst (LAURENT et al., 1983).

In den Gefäßendothelzellen von Vertebraten befinden sich sphärische oder ovale Granula, die von einer dreischichtigen Membran umgeben sind und hohe Elektronendichte aufweisen. Sie sind bei höheren Vertebraten kleiner ($0,1\ \mu\text{m}$ - $0,4\ \mu\text{m}$) als bei niederen ($0,3\ \mu\text{m}$ - $0,5\ \mu\text{m}$). Bei Säugern findet man zusätzlich tubuläre Strukturen (SANTOLAYA und BERTINI, 1970).

BERTINI et al. (1972) fanden, daß endotheliale Granula bei Vögeln fehlen, bei Säugern nicht so häufig wie bei Reptilien, Amphibien und Fischen sind. Das könnte ein Hinweis auf die Evolution sein. Man kann deshalb annehmen, daß während der Entwicklung zum Warmblüter Veränderungen an Endothelzellen stattgefunden haben.

Spezifische Granula findet man häufig im Atrium und Ventrikel des Fischherzens. Da sie oft nahe des sarkoplasmatischen Retikulums liegen, könnten sie von ihm abstammen oder mit ihm gebildet werden (BERGE, 1979). Solche Granula enthalten die Zellen werden allgemein als chromaffine Zellen bezeichnet. Die chromaffine Reaktion, d.h. die Bildung eines braunen Präzipitats, geht auf die Oxidation von Katecholaminen oder 5-Hydroxytryptamin zurück (COUPLAND, 1965, 1972). Definitionsgemäß stammen chromaffine Zellen von Neuroektoderm ab, werden von präganglionären sympathischen Fasern innerviert, synthetisieren, entlassen und bevorraten Katecholamine, so daß eine chromaffine Reaktion entsteht (COUPLAND, 1965, 1972).

Die Zellen sind endokrin, parakrin oder neurokrin. Bei Fischen befinden sie sich in verschiedenen Organen, meist in großen herznahen Venen, bei Cyclostomata und Dipnoi direkt im Herzen (LAURENT et al., 1983).

Im Herzen von *Myxine glutinosa* liegt der höchste Katecholamingehalt, vorwiegend Adrenalin, im Ventrikel. Im Atrium findet sich hauptsächlich Noradrenalin (EULER und FÄNGE, 1961). In den atrialen chromaffinen Zellen von *Protopterus aethiopicus* (Dipnoi) befindet sich auch Dopamin (SCHEUERMANN et al., 1981).

Im Herz der Larve von *Lampetra planeri* sind in Vor- und Hauptkammer Katecholamine enthalten, meist Adrenalin. Es ist genau wie beim adulten Tier in den chromaffinen Zellen enthalten. Sie unterscheiden sich von den sympathischen Ganglienzellen im Zelldurchmesser, Fluoreszenz-Stärke, Anzahl und Größe der Granula und in der Organisation des endoplasmatischen Retikulums. Die Adrenalin enthaltenden Zellen haben keine Synapsen (LIGNON und le DOUAVIN, 1978). In allen Teilen des Herzens von *Lampetra planeri* werden chromaffine Zellen gefunden, deren Zytoplasma rosarot erscheint und sich mit Protargol anfärbt. Sie sind den Ganglienzellen sehr ähnlich, und man vermutet, daß sie mit den kleinen Ganglienzellen identisch sind, da auch diese, wie Herzmuskelzellen, chromaffine Reaktion aufweisen.

Die besondere sekretorische Granulazelle wurde auch von BLOOM et al. (1962) am Herzen von Cyclostomen beschrieben. Es handelt sich um 8 - 15 µm große dunkle Zellen. Sie können lang und dünn oder klein mit polygonalen Fortsätzen sein. Der Zellkörper ist 5 - 10 nm dick und besitzt kleine charakteristische osmiophile Granula von 100 - 300 µm Durchmesser. Im gesamten Herzen wurde ein extrem hoher Katecholamingehalt nachgewiesen. Adrenalin und Noradrenalin werden in den speziellen chromaffinen Zellen gefunden. Diese ähneln anderen chromaffinen Zellen, z.B. in der Medulla, und haben vergleichbare Ultrastruktur. Nach Zugabe von Reserpin werden Katecholamine verdrängt, die Zahl der chromaffinen Zellen geht zurück.

Die Abwesenheit intrakardialer chromaffiner Zellen bei Cyclostomen und Dipnoern läßt auf eine lokale adrenerge Kontrolle des Herzens bei fehlender adrenerger Innervation schließen (LAURENT et al., 1983).

Osmiophile intrazelluläre Granula wurden bei Forelle und Goldfisch mit einer sekretorischen Funktion der Herzmuskelzellen in Verbindung gebracht. Es kann eine morphogenetische Reihe nachvollzogen werden: Golgi-Apparat → Multivesikulärkörper → Multivesikulärkörper mit Dichtekern → Spezifisches Granulum. Die Vesikel finden sich zerstreut im Zytoplasma der Myokardzellen zwischen den Fibrillen, selten intrafibrillär und meist neben den Mitochondrien. Die Granula sind von einer transparenten Hofzone (90 Å Durchmesser) umgeben. Es ist wahrscheinlich, daß die spezifischen Granula Katecholamine speichern, die für eine gleichbleibende Erregbarkeit der Muskelfasern von Bedeutung sein könnten (SCHIPP und BEYERLE-von WEHREN, 1970).

8.2. Extrakardiale humorale Kontrolle

Ansammlungen chromaffiner Zellen findet man außerhalb des Herzens bei allen Fischgruppen:

- bei Cyclostomen in der Wand großer Venen und Arterien (GASKELL, 1912);
- bei Elasmobranchiern in den "suprarenalen bodies", die zu den paravertebralen, autonomen Ganglien gehören (BALFOUR, 1877);
- bei Teleosteen in der kranialen Nierenspitze (NANDI, 1961). Das chromaffine Gewebe von *Gadus morhua* (Gadidae) wird von präganglionären cholinergen, autonomen Nervenfasern versorgt, deren Stimulation Katecholamine in die hintere Kardinalvene entläßt (NILSSON, 1976). Ein Vergleich des Gehalts zirkulierender Katecholamine mit der Sensibilität des Herzens für Adrenalin und Noradrenalin läßt die Anwesenheit eines adrenergen Tonus an Teleosteerherzen über zirkulierende Katecholamine annehmen (NILSSON et al., 1976). Adrenerge Stimulation in Atrium und Ventrikel der Teleosteer kann durch adrenerge β -Rezeptoren-Stimulantien erzeugt werden (GANNON, 1971).

Im Temperaturbereich von 2-17°C steigert Adrenalin die Kontraktionskraft des Atriums der Forelle mittels β_2 -Adrenorezeptoren. Die Wirkung ist damit positiv inotrop und chronotrop. Auch ein Temperaturanstieg ab 2°C besitzt die gleiche Wirkung (ASK et al., 1981).

9. Elektrokardiogramm

Die vier hintereinander geschalteten Herzkammern beim Fisch kontrahieren sich während einer Herzaktion zeitlich nacheinander. Dadurch ist eine elektrische Ableitung des Herzens, bei der die Tätigkeit jeder einzelnen Kammer unterschieden werden kann, möglich. Schrittmacherzentren wurden bisher nicht bei allen Fischen nachgewiesen, ein organisiertes Leitungssystem konnte noch in keinem Fall histologisch sichtbar gemacht werden.

Die Ableitung für das EKG kann an der Haut, am Perikard, am freigelegten Herzen oder am isolierten Herzen des anästhesierten Fisches vorgenommen werden (OETS, 1950). Das direkte EKG an der Herzmuskeloberfläche wird durch drei Faktoren beeinflusst:

1. die subendokardial produzierten Potentiale, in der R-Zacke sichtbar;
2. De- und Repolarisation an den elektrodennahen Muskelfasern;
3. die Potentiale der umgebenden subepikardialen Muskeln, die nicht gleichzeitig mit den Muskeln direkt an der Elektrode aktiviert werden (KISCH, 1950).

Sehr gut untersucht ist dabei das Herz des afrikanischen Lungenfisches (*Protopterus aethiopicus*) durch ARBEL et al. (1977). Sie fanden am Übergang zwischen linker Kardinalvene und Sinus venosus ein Schrittmacherzentrum. Im Streß wird der gleichmäßige Sinus-Rhythmus durch einen langsameren, unregelmäßigen Vorhof-Rhythmus ersetzt, bei dem der Sinus mit einer Überleitungszeit von 2,95 sec. retrograd angeregt wird. Herzschlagfrequenz sowie sinoatriale und atrioventrikuläre Leitungszentren ändern sich mit der Körpertemperatur:

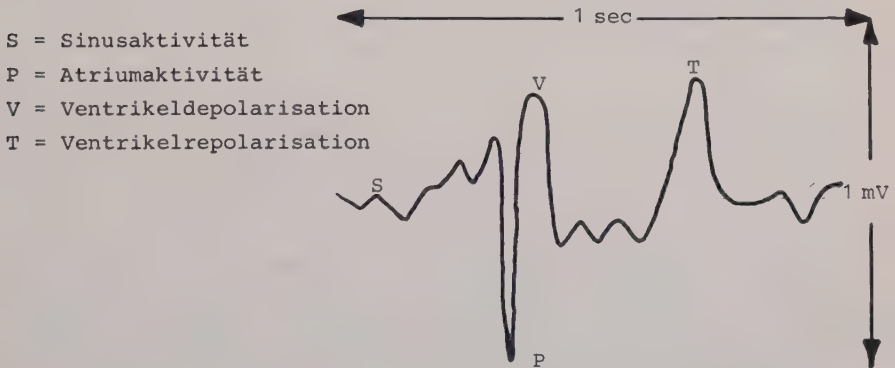
12 Schläge/min. bei 15°C,

48 Schläge/min. bei 35°C.

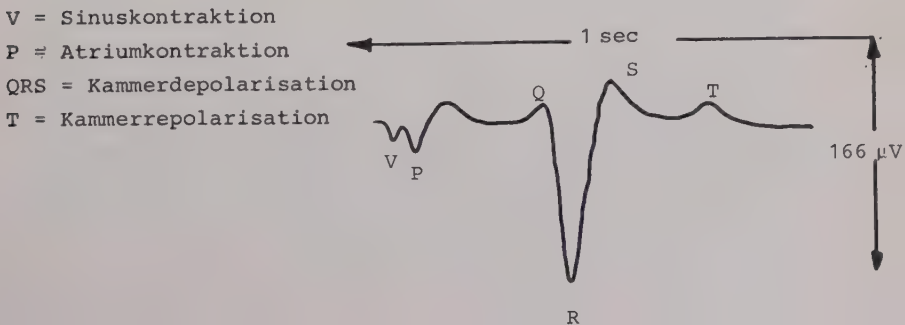
Das Muster der Reizweiterleitung bleibt aber gleich, so daß ARBEL et al. (1977) auf ein organisiertes Leitungssystem schließen. Die kürzeste Depolarisationszeit am Herzen des afrikanischen Lungenfisches findet sich am Atrium. Am Sinus

venosus dauert sie etwas länger, am Ventrikel am längsten. Die Dauer der elektrischen Aktivität von Atrium, Sinus und Ventrikel ist gleich. Der isolierte Sinus schlägt 25 mal pro Minute, das isolierte Atrium 15 mal pro Minute und der Ventrikel 8 mal pro Minute. Eine Herzaktion beginnt mit der Sinusdepolarisation, auf die die atriale und ventrikuläre Depolarisation folgen, und endet mit der Ventrikelrepolarisation. Am Bulbus ist keine elektrische Aktivität feststellbar.

Bei einer Körpertemperatur von 23°C, zwanzig Herzschlägen pro Minute, einer sinoatrialen und atrioventrikulären Weiterleitungszeit von 0,4 sec. ergibt sich folgende Ableitung von der ventralen Perikardoberfläche des afrikanischen Lungenfisches:

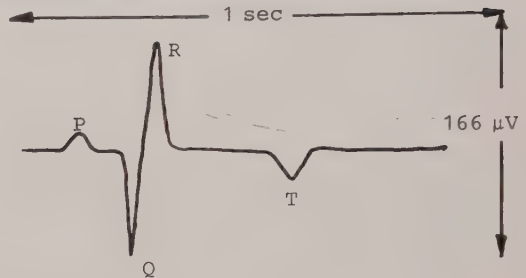


Anguilla vulgaris : Ableitung an der äußeren Haut im Bereich des Schultergürtels (OETS, 1950)



Pleuronectes flesus : Ableitung am freigelegten Ventrikel
(OETS, 1950)

P = Atriumkontraktion
QR = Kammerdepolarisation
T = Kammerrepolarisation



Das Herz der Forelle schlägt bei 5°C 15 mal pro Minute, bei 15°C 100 mal pro Minute. Mit einem Blutvolumen von 5 % des Körpergewichts beträgt der Blutdruck in der ventralen Aorta 50 mm Hg, in der dorsalen Aorta 25 mm Hg. Im Ventrikel herrscht während der Systole ein Druck von 30 - 70 mm Hg, während der Diastole 10 - 30 mm Hg. Das EKG zeigt einen Spitzenwert von 70 mV im QRS-Komplex (ROBERTS, 1978).

Das gesamte EKG beim Fisch entspricht im Verlauf dem anderer Vertebraten (RANDALL, 1968). Zuerst kontrahiert sich die Ventrikelspitze, dann folgen Bulbus cordis und Atrium. Da aber die A-V-Klappen dabei geschlossen sind, fließt Blut nur in die Aorta. Der während der Kontraktion im Perikard entstehende Unterdruck unterstützt den venösen Rückfluß zum Herzen und vergrößert den Herzausstoß. Die atriale Systole ist für die Ventrikelfüllung wichtig. Durch die Ventrikelsystole steigt der Zufluß in die Aorta schnell an, sinkt aber sehr rasch während der Ventrikeldiastole, langsamer während des Rückpralls des im Perikard gestreckten Bulbus. Der Herzausstoß nimmt mit steigender Temperatur zu, die vielleicht direkten Einfluß auf das Schrittmacherzentrum ausübt (LAURENT, 1962).

Bei den Elasmobranchii sind zusätzlich zum P-QRS-T-Komplex noch V- und B-Wellen erkennbar. Sie entsprechen der Depolarisation von Sinus venosus und Conus arteriosus (BONE und MASHALL, 1985). Bei einigen Haien (einschließlich Hederodontus) scheint ein Schrittmacher im Sinoatrialbereich zu liegen, so daß die V-Welle den anderen vorausseilt.

10. Besonderheiten des Fischkreislaufes

10.1. Sekundäres Blutgefäßsystem beim Knochenfisch

Bei höheren Vertebraten gibt es neben dem Blutgefäß- und Nervensystem auch ein Lymphgefäßsystem, das Lymphe aus den Geweben dem Blutkreislauf zuführt. Bisher nahm man an, daß es zwar bei Cyclostomen und Elasmobranchiern fehle, bei Knochenfischen aber vorhanden sei (ROMER, 1971).

MAYER (1919) hat in einer zusammenfassenden Arbeit über Besonderheiten am Gefäßsystem von Knorpel- und Knochenfischen berichtet, die er im Intravitalmikroskop sowie an Injektionspräparaten seit etwa 1903 beobachtet hatte. Er fand Blutgefäße, die Blutserum und Leukozyten führten und bezeichnete sie als "Weißadern". Die Existenz eines echten Lymphgefäßsystems bei Fischen, die damit in Zusammenhang gebracht wurde (GLASER, 1933), lehnte er ab.

GIACOMINI (1922) beschrieb erstmals merkwürdige Gefäßknäuel (glomeruli vasali), die aus den Arterien der Knochenfische entspringen; sie münden seiner Meinung nach in ein Lymphgefäßsystem.

BURNE (1927, 1929) beschrieb auffallende Begleitgefäße (fine vessels) und ordnete sie histologisch kleinsten Arterien zu. Weil er aber außer im Kiemenbereich nirgends solche Gefäße fand, bezeichnete auch er sie als "afferente" Lymphgefäße, die arteriennahe Lymphe ableiten und größeren Lymphgefäßen zuführen sollen. VOGEL (1981 a und b) behauptet nun, daß alle bisher beim Fisch als Lymphgefäße beschriebenen Gefäße zwar existieren, aber keine sind; denn Lymphgefäße haben definitionsgemäß keine Verbindung mit Arterien, sondern nur mit Venen, in die sie sich entleeren. Bei Fischen herrschen andere biochemische und biophysiologicale Verhältnisse vor als bei Säugern und Vögeln; sie benötigen wahrscheinlich keine lymphabführenden Gefäße.

Nach VOGEL (1981) besitzen Fische einen einfachen Blutkreislauf mit einem Herz, das Blut durch Kiemen und Kapillaren pumpt. Man findet allerdings zusätzlich ein sekundäres arterielles Gefäßsystem (d.h. das System der "fine vessels") neben den primären Segmentalarterien. Die sekundären Arterien verzweigen sich dichotom in der Peripherie. Sie sind kleiner als die entsprechenden Primärgefäße, lediglich an den Flossen sind sie gleich groß. Alle sekundären Arterien werden von zwei axialen Hauptstämmen gesammelt, die nahe der dorsalen Aorta verlaufen. Am Schwanz liegen sie neben den Kaudalarterien im Hemalkanal der Wirbelsäule. Nahe des Schwanzes vereinigen sich die beiden Hauptgefäße zu einem.

- Ursprung der sekundären Arterien: Ausgenommen das zentrale Nervensystem, entspringen aus den primären Gefäßen in unzähligen kleinen interarteriellen Anastomosen von 10 - 15 μ m Durchmesser kleine Gefäßknäuel. Sie erreichen die benachbarte Arterie, fließen aber auch manchmal wieder in ihr Ursprungsgefäß zurück. Diese kleinen parallelen Gefäße bilden den sekundären arteriellen Gefäßbaum, der ausschließlich aus interarteriellen Kurzschlußgefäßen entsteht. Die sekundären Arterien stehen auch untereinander durch mindestens ein Gefäß miteinander in Verbindung, das an Rumpf und Schwanz neben der dorsalen Aorta und Kaudalvene liegt. Am Ursprung jeder sekundären Arterie liegen besondere Endothelzellen an den primären Gefäßen: ein Mikrovilli tragendes Endothelzellfeld, bezogen auf die Strömungsrichtung meist vor der Gefäßöffnung (VOGEL, 1981a).
- Ziel der sekundären Gefäße: Sie versorgen hauptsächlich die Haut, die Mundschleimhaut, das Peritoneum sowie das Intestinum. Haben sie Einfluß auf die Hautatmung und Osmoregulation? Vielleicht wird die Haut auch noch vom primären System versorgt. Die Flossen werden von beiden Gefäßarten durchzogen. Die sekundären Gefäße verengen sich bei der geringsten Unruhe des Fisches. Im Streß verschließt sich das sekundäre System, in dem auch Erythrozyten zu finden sind, so daß nur noch Plasma durchfließen kann.

Die sekundären Hauptarterien münden in Kapillaren und sammeln sich in großen Venen, die man bisher als Lymphgefäße angesprochen hat. Die Zentralarterien und -venen der Kiemen gehören ebenfalls zum sekundären System (VOGEL, 1985).

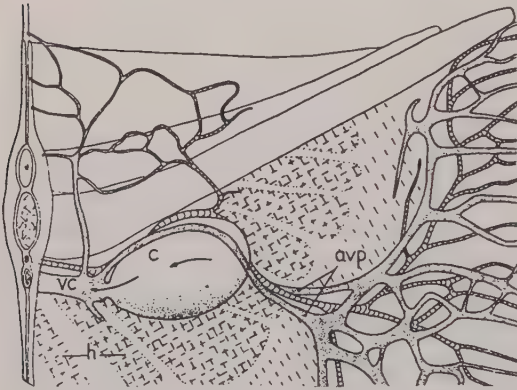
10.2. Akzessorische Herzen

10.2.1. Kaudalherz

Außer dem branchialen Herzen gibt es im Blutgefäßsystem der Fische noch weitere kontraktile Abschnitte.

An der Schwanzbasis vieler Fische wurde im vorigen Jahrhundert eine große zweikammerige sinusartige Erweiterung gefunden. Dieses "Lymphherz" genannte Organ wurde erstmals von HALL (1831) ausführlich beschrieben, doch VAN LEEUWENHOEK hat es bereits 1695 gesehen. Auch HYRTL (1843) hielt es für ein Organ des Lymphgefäßsystems, doch neueste Untersuchungen ergaben, daß dieses Herz zu einem spezialisierten sekundären Blutgefäßsystem gehört (VOGEL, 1981). Bis zu diesem Zeitpunkt war man der Meinung, es solle durch rhythmische Kontraktionen zur Lymphzirkulation beitragen, um den Venen Lymph zuzuführen. Manche Amphibien, Urodelen und Gymnophionen besitzen viele paarig angelegte Lymphherzen. Bei den Teleostei ist das Organ schon sehr vollkommen. GRODZINSKI (1959) untersuchte dessen Entwicklung bei *Salmo trutta* (Salmonidae) und wies nach, daß die zuführenden Lymphbahnen aus Venen und nicht aus Gewebslücken mit späterer Endothelauskleidung bestehen. Es liegt im allgemeinen an der Gabelung der Vena caudalis zwischen dem letzten Segmentalgefäß und der Abzweigung der Vena pinnae caudalis. Hier wird Blut aus der Schwanzflosse abgeführt, doch es entwickeln sich auch laterale Gefäße, die das Blut um die Venenblase herumleiten, die dann blind endet. Bis zur Ausbildung von Klappen zwischen Vena caudalis und Lymphherz dient es als Blutzellenreservoir.

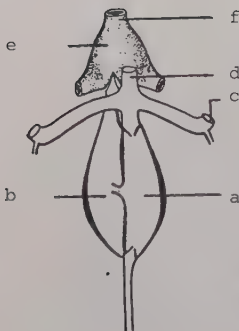
Nach Reizung erfolgt bereits Kontraktion. Aus der Gefäßgabelung ergeben sich zwei Lymphherzkammern, die miteinander in Verbindung stehen: Vorkammer und Hauptkammer. In die Vorkammer münden zuerst Blutserum mit Leukozyten aus Seitengefäßen, weiter kaudal fließt der Lymphsinus aus den Schwanzgefäßen ein.



Lymphherz der Forelle (*Salmo trutta*); Länge 25mm, Seitenansicht; an der Öffnung des Lymphherzens befinden sich Klappen, das Organ kontrahiert sich rhythmisch.

- h = Anlage der hypuralen Knochen
- c = Anlage des Lymphherzens
- avp = arteria und vena pinnarum caudalis
- vc = vena caudalis

(aus GRODZINSKI, 1954)



- a = Atrium
- b = Ventrikel
- c = laterales Hauptgefäß
- d = Hemalkanal
- e = kaudaler Sinus venosus
- f = Vena caudalis

(nach FAVARO, aus GRASSE XIII)

Das Lymphherz besitzt quergestreifte Muskulatur und entwickelt sich aus Somitenmaterial (LINDNER und SCHAUMBURG, 1968).

Die Innervation erfolgt über efferente motorische Nerven, so daß das Lymphherz nicht autonom ist. DAY et al. (1963) haben festgestellt, daß zwei Typen cholinergere Rezeptoren vorliegen:

1. nikotinempfindliche mit exzitatorischer Funktion;
2. muskarinempfindliche mit inhibitorischer Funktion.

VOGEL (1985), der mit der Entdeckung eines sekundären Blutgefäßsystems ein Lymphgefäßsystem bei Fischen ausschloß, hat das Organ 1981 in "Kaudalherz" umbenannt. Er untersuchte dieses Organ bei der Forelle.

Die Blutzufuhr erfolgt über die beiden Hauptaortenstämme, die sich zur Kaudalarterie vereinigen. Am Schwanzende verzweigt sie sich in Kapillaren, die in ein sekundäres venöses Kapillarnetz führen, das in Sammelgefäße mündet und eine sekundäre Kaudalvene bildet. Sie mündet als afferentes Gefäß in die linke Kammer des Kaudalherzens. In die rechte Kammer führen kleinere Gefäße aus dem Schwanzgebiet. Beide Kammern sind durch einen kleinen Kanal verbunden. Blutrückfluß wird durch Klappen am Herzeingang und -ausgang verhindert. Der Abfluß aus der linken Kammer erfolgt über die Kaudalvene, der aus der rechten Kammer ist noch nicht geklärt.

Eine zusätzliche Vene unter der primären Kaudalvene führt in den Hemalkanal, der bisher für einen lymphatischen Truncus thoracicus gehalten wurde. Es handelt sich aber um ein großes Sammelgefäß für die sekundären Blutgefäße und hat im Schwanzgebiet eine Verbindung zum Kaudalherz. Dieses akzesorische Herz liegt an einer Stelle des Körpers, an der der Blutdruck des sekundären Gefäßsystems am tiefsten liegen dürfte. Das Kaudalherz muß also als eine rein venöse Pumpe Blut in die primäre Kaudalvene führen. Die Muskelkontraktionen zur Schwanzbewegung sind wahrscheinlich ausschlaggebend für den Blut- und Plasmastrom in diesem Gefäß. Vielleicht liegt hier der Grund, weshalb manche Fische mit aktiver Körperbewegung kein Kaudalherz besitzen, da auch durch starke

Muskelkontraktionen am Schwanz das Blut gut fortbewegt werden kann. Schleimaale besitzen Schwanzvenenherzen, die mit Klappen versehen sind und eine Verbindung zu den Kaudalvenen besitzen (MÜLLER, 1842). Die Pulsation wurde erstmals von VAN LEEUWENHOEK (1695) gesehen.

10.2.2. Weitere pumpende Organe

Bei *Myxine glutinosa* (Petromyzonidae) hat sich aus dem rechten Ductus cuvieri (nur der linke mündet in den Sinus venosus) ein Pfortaderherz entwickelt, das das Blut in die Leber pumpt (AUGUSTINSSON et al., 1955). Ein Ast des Vagus führt nahe an das Organ heran.

Die Forelle besitzt ein elastisches Ligament in der gesamten Länge der dorsalen Aorta, das als Hilfsherz fungiert und beim Schwimmen die Blutzirkulation zu den Muskeln steigert (ROBERTS, 1978). Auch durch die Arbeit der Kiemenmuskulatur wird Blut in die dorsale Aorta gepumpt.

Bei Schleimfischen ist ein zusätzliches "peripheres Herz", ein Portalherz, im Verlauf der Vena suprainestinalis ausgebildet (ROMER, 1971).

Das zusätzliche Pfortaderherz (Cor venosum portalis) steigert den Blutdruck in der Pfortader. Von hier gelangt das Blut in die Leber und in die Kardinalvenenherzen, die das Blut durch die vorderen Kardinalvenen treiben. Sie entsprechen echten Herzen, da sie aus quergestreifter Muskulatur bestehen und die pulsierende obere Intestinalvene dem Vorhof entspricht.

Bei Elasmobranchii mit sehr niedrigem venösen Blutdruck gibt es akzessorische venöse Sinusräume, die in ihrem Mechanismus den Schwanzvenenherzen der Schleimaale entsprechen. An der Basis der Intercoastalarterien gibt es bei einigen Teleostei und Elasmobranchii arterielle Klappen, die bei Schwimmbewegungen den Rückstrom auf den Körperkreislauf verhindern.

Im Arteriensystem beschreibt MÜLLER (1842) Axillarherzen bei den Chimaeren. Über die Haifische und Rochen schreibt MÜLLER (1842) ebenfalls "...: An den äusseren Hilfsorganen der männlichen Geschlechtstheile...scheint auch ein akzesorisches Herz vorzukommen...; aber man weiss noch nicht, ob es dem Venensystem oder Arteriensystem angehört."

Kontraktile Gefäßstrecken kommen auch im Bereich der ventralen Aorta und der Darmvene dort vor, wo die Gefäßwand dem Zoelomepithel anliegt. Morphologisches Substrat der Kontraktionsfähigkeit sind Zellen, die der Basallamina aufliegen, von Peritonealepithel abstammen, eine dünne Lage bilden und Myofibrillen enthalten (STARCK, 1982). Die Pulsationsfrequenz ist mit 1/min auffallend niedrig.

III. MATERIAL UND METHODEN

1. Untersuchte Fischarten und deren Hälterung

Untersucht wurden 14 fünf- bis sechsjährige Goldorfen (*Leuciscus idus* L.) aus eigener Freilandhaltung. Die Hälterung erfolgte in gut durchlüfteten 7000 l Bassins bei 7-8°C im Winter und 12-16°C im Sommer. Das zugeführte Wasser stammte aus eigenem Tiefbrunnen mit annähernder Trinkwasserqualität und einer Härte von 16,0°dH. Zur Fütterung wurde handelsübliches, pelletiertes K₁-Karpfenfutter verwendet.

Zusätzlich wurden zwei einsömmrige, 8,0 und 11,5 g schwere Goldorfen aus einem 200 l Glasaquarium mit Münchener Leitungswasser von 16,4°dH und 1,5 l/min Wasserdurchlauf zur Untersuchung verwendet.

Die 24 verwendeten Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* R.) von 170,0 - 400,0 g Körpergewicht stammen aus 450 l Kunststoffbecken mit einem Wasserdurchlauf von 2,5 l/min. Dazu wurde Münchener Leitungswasser von 16,4°dH nach Entchlorung verwendet bei einer Wassertemperatur von 11,0 - 14,0°C. Zur weiteren Untersuchung wurden zwei 11,5 und 14,0 g schwere Forellen herangezogen, die unter gleichen Bedingungen gehalten wurden.

Alle Untersuchungsfische zeigten keinerlei Krankheitsanzeichen.

2. Methodik

2.1. Tötung der Fische

Die Fische wurden zur Tötung in eine Lösung aus 0,07 % Tricain-Methan-Sulfonat (MS 222 - Sandoz) verbracht.

2.2. Morphologische Methoden

2.2.1. Mikroskopische Anatomie

Das Herz sowie die ab- und zuführenden Gefäßstämme wurden den Fischen unmittelbar nach der Tötung entnommen und im ganzen in 5 %igem gepufferten Formalin fixiert.

Die beiden kleinen Goldorfen und Regenbogenforellen wurden in toto acht Tage lang nach Jores fixiert. Die Einbettung der kleinen Fische, Organe und Organstücke erfolgte in Paraplast^R. 3-7 µm dicke Schnitte dieser Stücke wurden auf einem Schlittenmikrotom der Firma Jung angefertigt.

Die in toto fixierten Fische wurden vor der Einbettung fünf Tage lang mit Trichloressigsäure entkalkt und auf einem Rotationsmikrotom der Firma Jung bei 6-7 µm Schnittdicke in Serienschnitte zerlegt.

Es erfolgten verschiedene Färbungen:

- Hämatoxylin-Eosin-Färbung
- Methylenblaufärbung
- Goldner-Färbung
- Azan-Bindegewebsfärbung nach Heidenhain
- Weigert v. Gieson-Färbung
- Masson-Trichrom-Bindegewebsfärbung

Schnittebenen: Zur Organzerkleinerung wurden für die Lichtmikroskopie sagittale, Kammer und Vorkammer gleichzeitig treffende Schnitte gewählt sowie Querschnitte von jeder einzelnen Kammer angefertigt. Die Körper der im ganzen fixierten, kleinen Fische wurden parallel zur Medianen sagittal geschnitten.

2.2.2. Elektronenmikroskopie

Die Herzkammern der zu untersuchenden Fischherzen wurden sofort nach der Tötung mit einem Skalpell in Stücke bis zu 1,5 mm Kantenlänge zerschnitten und 3,5 bis 4 Stunden in 6,25 %iger, 4°C kalter Glutaraldehydlösung fixiert. Anschließend erfolgte eine mehrfache Spülung in Sörensen-Phosphatpuffer (pH-Wert 7,4) sowie eine zweistündige Nachfixierung mit Osmiumtetroxid-Lösung nach Caulfield. Nach wiederholtem Spülen in Sörensen-Saccharase-Pufferlösung erfolgte die Dehydrierung der Präparate in aufsteigender Azetonreihe und ihre Einbettung in vorgetrocknete Gelatine kapseln mit Epon 812 nach Luft. Die Entfernung der Gelatine kapseln erfolgte nach 48-stündiger Auspolymerisation im Brutschrank.

Die auf dem Reichert-Jung-Gerät TM60 getrimmten Präparate wurden auf einem Porter Blum MT-Ultra-Mikrotom (Schnittdicke 0,5 - 1,0 µm) in Semidünnschnitte zerlegt, die mit Toluidinblau- und Safraninrotlösung gefärbt wurden.

Die Ultradünnschnitte wurden mit einem Ultracut^R der Firma Reichert-Jung angefertigt. Ihre Kontrastierung erfolgte mit Uranylacetat (20-35 Minuten) und Bleicitrat (10-15 Minuten) nach der Methode von Reynolds.

Die Beurteilung der histologischen Schnitte wurde mit einem SM-Lux-Mikroskop der Firma Leitz vorgenommen. Die Ultradünnschnitte wurden mit einem Elektronenmikroskop EM 109 der Firma Zeiss ausgewertet.

2.3. Zellvermessung

Die Vermessung der Myokardzellen erfolgte an Ultradünnschnitten, die bei Ölimmersion betrachtet wurden, mit einem Computer PET 3001 der Firma Leitz.

IV. ERGEBNISSE

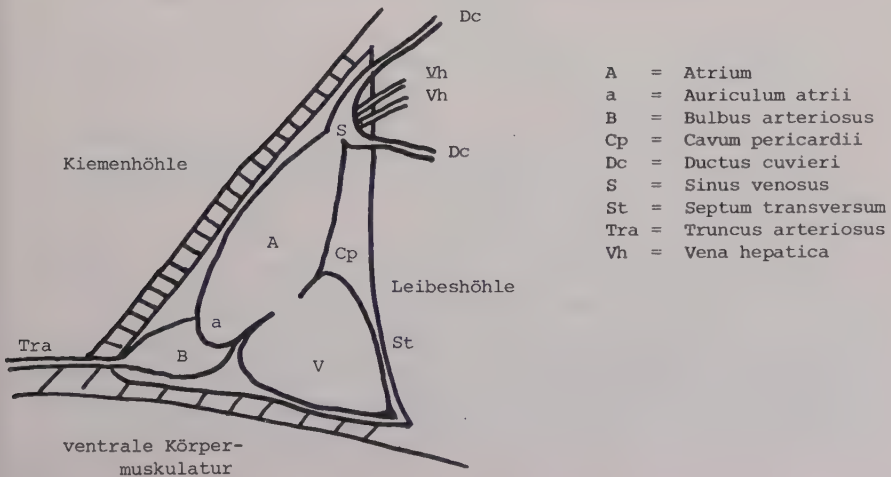
1. Regenbogenforelle

1.1. Lage des Herzens

Das Herz der Regenbogenforelle liegt ventral des letzten Kiemenbogens direkt über der Brustflosse im kranioventralen Bereich der Körperhöhle. Es ist von dieser durch das fast senkrecht verlaufende, nur leicht konvex gebogene Septum transversum abgegrenzt, das nahtlos in die übrige Herzhöhlenauskleidung übergeht. Das Herz liegt somit in einer fast pyramidenförmigen Perikardhöhle. Es hat dorsal, kaudal und ventral engen Kontakt mit den begrenzenden Flächen, läßt aber nach rostral einen geringen Freiraum.

Bezogen auf die Längsachse liegt der Ventrikel annähernd in der Medianen, während der Bulbus arteriosus weiter in die linke Körperhälfte, Atrium und Sinus venosus jedoch mehr in die rechte Körperhälfte ragen.

Abb.1: Herz der Regenbogenforelle, linke Seitenansicht in situ



1.2. Makroskopische Anatomie

Das Herz der Regenbogenforelle liegt frei in der Perikardhöhle und ist nur an den Eintritts- und Austrittsstellen der Gefäße fixiert. Es besteht, in Blutflußrichtung betrachtet, aus vier Abschnitten: dem Sinus venosus, dem Atrium cordis, dem Ventriculum cordis und dem Bulbus arteriosus. Da das Herz eine Reihe von Erweiterungen des primären Hauptblutgefäßes darstellt, ist es vollständig von einer dünnen Endothelschicht, dem Endokard, ausgekleidet, die sich in das Endothel der Gefäße fortsetzt. Diese innere Wandschicht des Herzens wird von dem hauptsächlich aus Herzmuskelgewebe gebildeten Myokard umschlossen. Im Bereich des Bulbus besteht es allerdings aus Bindegewebe mit eingelagerten glatten Muskelzellen. Nach außen wird das Organ von einer dünnen Epikardschicht begrenzt, die auf einer Bindegewebslage aufliegt.

Der Sinus venosus ist makroskopisch kaum als eigene Herzkammer zu unterscheiden. Durch die hier einmündenden Ductus cuvieri und Venae hepaticae läßt sich hier lediglich eine kleine rechteckige bis dreieckige Abteilung im kraniodorsalen Abschnitt der Perikardhöhle unterscheiden, die auf der darunterliegenden Herzvorkammer direkt aufliegt.

Das Atrium ist als hellroter muskulöser Abschnitt des Organs zu erkennen, der dem Ventrikel von dorsal aufliegt, mit seinen Herzohren aber auch noch große Teile des Bulbus arteriosus umschließt. Vor allem der kaudoventrale Bereich der Perikardhöhle wird vom Ventrikel ausgefüllt, der als spitz kegelförmige Herzkammer zu erkennen ist, wobei die deutlich ausgeprägte Herzspitze nach kaudoventral zeigt. Das dichte dunkelrote Muskelgewebe bildet hier eine glatte äußere Oberfläche.

Die vierte Herzkammer, der Bulbus arteriosus, ist flaschenförmig. Dabei zeigt der Flaschenhals, der durch den Truncus arteriosus gebildet wird, nach kranial, um hier im ventralen Bereich die Perikardhöhle zu verlassen. Der sich fest und derb anfühlende Bulbus arteriosus fällt durch die gelbliche

bis hellgraue Färbung seines Bindegewebes bei der Eröffnung dieses Zölomabschnittes sofort ins Auge.

Zwischen den einzelnen Herzkammern sind Herzklappen ausgebildet, die sich wegen ihrer bindegewebigen Stüttschicht weißlich darstellen und allseits von Endokard überzogen sind.

Bei der Forelle ist die S-Form des Herzens, das sich embryonal um die Bulbo-auricular-Leiste gefaltet hat, sehr deutlich ausgeprägt. Dadurch kommen auf der dorsalen Ventrikelwand das Ostium atrioventriculare und das Ostium arteriosum sehr nah nebeneinander zu liegen. Der Ventrikel hat dadurch eine starke V-Form erhalten, bei der Bluteinströmungs- und -ausströmungsteil in der Kammer entstanden sind. Alle Organabschnitte sind feucht und glänzend.

1.3. Mikroskopische Anatomie

1.3.1. Sinus venosus

1.3.1.1. Lichtoptische Untersuchungen

Der Sinus venosus ist eine kleine, sehr dünnwandige Herzkammer mit der Form eines breiten Dreiecks, dessen Spitze zur sinoatrialen Verbindung zeigt und dessen Basis, die im postero-dorsalen Anteil des Perikards liegt, die zufließenden Körpervenen erhält: zwei Ductus cuvieri und zwei Venae hepaticae.

Das Myokard, das von dicken Epikardzellen bedeckt ist, stellt sich in der Masson-Trichrom-Färbung als ein- bis zweilagige Zellschicht mit roten und leicht blauen Anteilen dar. Da bei größerer Auflösung einige Myofibrillen zu erkennen sind, besteht die analog zur Gefäßterminologie auch als Tunica media bezeichnete Gewebslage aus quergestreiften Muskelzellen, zwischen die in geringen Mengen elastische Fasern eingebettet sind. Epikardnah sind wenige Kollagenbündel auszumachen, die sich zum Atrium hin vermehren und an der Sinoatrialverbindung

eine äußere Verstärkung bilden. Diese setzen sich in das hier inserierende Klappenpaar fort. Die Klappen bestehen aus reinem Bindegewebe, dessen kollagene Anteile an der Basis zunehmen. Ihre freien Enden überlappen sich bei Klappenschluß und sind, wie die gesamte feine Myokardschicht, vollständig von dem einschichtigen Endokard überzogen. Dessen Zellen sind sehr flach mit einem großen, sich dunkel darstellenden Kern, der sich durch randständiges und grobscholliges Chromatin auszeichnet. Der Innenraum des Sinus venosus erscheint immer blutgefüllt.

1.3.2. Atrium cordis

1.3.2.1. Lichtoptischer Überblick

Das Atrium hat die Form eines nahezu gleichseitigen, stumpfen Dreiecks, dessen Basis auf der dorsalen Ventrikelwand zu liegen kommt. Das Atrium ist die am weitesten ausladende Herzkammer und füllt vor allem mit seinen Auriculae Freiräume an der Organoberfläche aus, die sich aus der Aneinanderreihung verschiedener Kammerabschnitte ergeben. Dadurch erhält das Organ eine kompakte, abgerundete äußere Oberfläche, die dem Herz im Perikard während seiner Aktion einen geringen Reibungswiderstand bietet. Sie vermitteln ein netzartiges Aussehen durch die dreidimensionale Verflechtung der Myokardzellbündel. Die Vorkammer besitzt ein großes freies Lumen, an das sich die intertrabekulären Freiräume erweiternd anschließen.

Die äußere Atriumsfläche weist einzelne wulstartige und bucklige Erhebungen auf, die diesem Herzabschnitt ein netzartiges Aussehen verleihen. Sie ist vollständig von einschichtigem Epikard überzogen, das einer ungleichmäßig starken subepikardialen Bindegewebsschicht aufliegt. Zwischen den oberflächlichen Höckern kann das Epikard weit in den lockeren Muskelzellverband vordringen, so daß durch spaltenbildende Epikardvorstöße eine teilweise läppchenartige äußere Vorkam-

merstruktur entstehen kann. Das mitziehende Subepikard weist an der lumennahen Umschlagstelle manchmal bäumchenartige Verbreiterungen oder knopfartige Vorwölbungen auf.

Am äußeren Übergang von Atrium und Ventrikel nimmt das subepikardiale Bindegewebe beträchtlich an Umfang zu, wird dabei aber auch sehr faserarm und stellt sich als lockeres Bindegewebe dar. Hier sind die Anschnitte einer Vielzahl von Blutgefäßen zu finden, die sich als große Koronararterien und -venen ansprechen lassen, wobei die großen dünnerwandigen Venen überwiegen. Dazwischen befinden sich auch zahlreiche kapilläre Koronargefäße.

Die Hauptmasse des dem Ventrikel dorsal aufsitzenden und ihn weit nach kraniodorsal umgreifenden Atriums wird von einem lockeren Netz von Muskelzellsbälkchen gebildet. Die im Querschnitt aus meist zwei bis vier Muskelfasern zusammengesetzten Trabekel können auch bis zu acht Muskelzellen umfassen, spalten sich dann aber in der Längsrichtung auf, um mit Nachbarbündeln in Kontakt zu treten. Am Ostium atrioventriculare stößt das Atrium keilförmig in die Ventrikelöffnung vor, so daß eine trichterförmige Mündung entsteht, der Atrioventrikulartrichter. Hier entspringen die beiden Atrioventrikularklappen, die allerdings nicht übergangslos dem Myokard aufliegen. Statt dessen sind Kontakte entstanden, bei denen das Bindegewebe der Klappen und das Myokard zahnradartig ineinander übergreifen. Diese Verzahnungen verlaufen am größten Teil des Klappenansatzes parallel zu deren Längsachse, während sie in den Randgebieten strahlenförmig zur Seite weichen und einen "Fuß" der Klappe bilden. Vor allem an der Klappenbasis sind die Endokardzellen nicht mehr so flach und weit wie im Atrium, sondern können sogar eng nebeneinander liegende Säulchen bilden. Sie umschließen den ausschließlich bindegewebigen Herzklappenkern. Die Längsachsen der Vor- und Hauptkammer bilden einen Winkel von circa 90° zueinander.

Im Semidünnschnitt ist erkennbar, daß die Atriumwand streckenweise nur von den dünnen Epikardzellen gebildet wird, auf denen, das Subepikard bildend, wellen- oder halbkreisförmige Kol-

lagenfaserbündel aufliegen. Sie sind von wenig elastischem Bindegewebe umgeben. Darunter inserieren Verbände aus drei bis vier Muskelzellen, die erst schräg, der äußeren Kammerkontur folgend, verlaufen, um im weiteren ins Zellinnere zu streben. Diese feinen Trabekel liegen sehr oft isoliert. Dar- aus läßt sich auf eine große Länge der Muskelzellbälkchen schließen, die damit in einer Schnittebene nicht in ihrem ge- samten Verlauf zu verfolgen sind. Stellenweise sind aber auch mehrere parallel liegende Myokardzellverbände vorhanden, die sich an einem oder beiden Enden miteinander verknüpfen. Ins- gesamt stellt sich auch hier ein sehr lockerer Gewebsverband dar, der ein großes Vorkammerlumen umschließt.

Die Myokardzellen selbst zeichnen sich durch einen zentral gelegenen ovoiden bis tonnenförmigen Kern aus. Er weist nur einen mäßigen Gehalt an Chromatin auf, das ausschließlich randständig lokalisiert ist. Peripher beherrschen zwei bis drei zarte Myofibrillen das Zellbild, deren Sarkomere durch dunkle Z-Banden voneinander getrennt sind. Die Plasmalemmata benachbarter Zellen verlaufen streng parallel ohne Bildung interzellulärer Frei- oder Zwischenräume.

1.3.2.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

1.3.2.2.1. Endokard

Eine einlagige Schicht flacher Endokardzellen kleidet die innere Oberfläche des Atriums und aller anderen Herzkammern aus. Sie besitzen ein osmiophiles Plasmalemm, das den plat- tenartigen Zellkörper umgibt, und überziehen die Myokardzell- bälkchen lückenlos. Die unregelmäßig geformten Zellen nehmen mit ihren Fortsätzen untereinander Kontakt auf. Nur sehr we- nige, sehr feine und kurze filamentöse Zytoplasmaausläufer ziehen lumenwärts. Zwischenzellkontakte treten meist in Form von Desmosomen auf. Die flachen, halbmond- oder bananenförm- igen Zellkerne zeigen nur randständiges Chromatin und selten einen Nukleolus. Im durch Ribosomen granuliert erscheinenden

Zytoplasma befinden sich wenige kleine, kugelige Mitochondrien. Ein großer Teil des Zellkörpers wird von ovalen, runden oder länglichen Einschlüssen eingenommen, die einen durchschnittlichen Durchmesser von $0,4\ \mu\text{m}$ besitzen. Sie stellen sich im elektronenmikroskopischen Bild dunkel dar, besitzen jedoch nicht alle gleiche Elektronendichte. So weisen manche einen etwas helleren, körnig strukturierten Inhalt auf, während man in dunkleren auch filamentöse Formationen erkennen kann. Manche scheinen komplett von einer feinen Membran umgeben, andere nur teilweise oder stellen sich ohne sichtbare Umhüllung dar.

Ein deutlicher Subendokardialraum kann nicht beobachtet werden. Nur selten hebt sich das Endokard von den darunter liegenden Myokardzellen ab, um einem schmalen Bindegewebsspolster Raum zu bieten.

1.3.2.2.2. Myokard

Die langen spindelförmigen Myokardzellen der Spongiosa des Atriums sind im Bereich des zentral gelegenen Kerns am dicksten. Die Zellquerschnitte weichen nur mäßig von einer runden regelmäßigen Form ab. Ein dunkles, feines Plasmalemma umschließt die zytoplasmareichen Zellen, die sehr ribosomen- und organellarm sind. Die chromatinarmen Myokardzellkerne sind länglich-oval. Sie weisen feines Chromatin am Rand auf, während zentral grobe Chromatinschollen liegen. Fast nie ist ein Nucleolus auszumachen.

Pro Zelle erkennt man ein bis drei Myofibrillen, die so schmal sind, daß sie nur den Durchmesser eines Mitochondriums erreichen. Sie verlaufen meist nicht gestreckt, sondern sind halbkreis- oder spazierstockförmig gebogen. Die Myofibrillenzeichnung stellt sich so dar, daß je zwei benachbarte Z-Linien, die auch als Telophragma bezeichnet werden, jede Muskelfibrille in gleichlange, "Sarkomer" genannte Segmente unterteilen. Sie verlaufen genau in der Mitte des hel-

len, isotropen I-Bandes, das nur wenige feine Myofilamente erkennen läßt. Den größten Teil des Sarkomers beansprucht das daran anschließende, dunkel erscheinende, anisotrope A-Band, in dem auch dickere Myofilamente liegen. Eine feine, mäßig elektronendichte, zentral gelegene Querstrebe, die M-Linie, unterteilt das Sarkomer genau in der Mitte. Links und rechts von ihr liegt jeweils ein schmales helleres Band, die H-Zone. So stellt sich die Bandenzeichnung innerhalb eines Sarkomers folgendermaßen dar: Z - I - A - H - M - H - A - I - Z. Die einzelnen Sarkomere sind auf Höhe der Z-Streifen durch Disci intercalares besonders miteinander verbunden. Stellenweise trifft man auf erweiterte Z-Banden.

Die runden bis bohnenförmigen Mitochondrien besitzen sehr fein gezeichnete Cristae in heller Matrix und liegen meist in Fibrillennähe. Manchmal enthalten sie kleine Vakuolen.

Immer wieder trifft man im Zytoplasma auf membranumgebene Vakuolen, die manchmal leer, manchmal auch von Zellgrundsubstanz ausgefüllt erscheinen. Die sehr eng aneinandergrenzenden Plasmalemmata benachbarter Zellen verlaufen nahezu parallel. Sie lassen jedoch immer wieder interzelluläre Räume frei. Zwischenzellkontakte sind nur selten in Form eng begrenzter Nexus zu erkennen.

Vereinzelte sind residual bodies anzutreffen. Sie sind so groß wie oder etwas größer als Mitochondrien und von einer oder zwei sehr elektronendichten Membranen umgeben, die an ihrer Innenseite dunkles grobkörniges Material anlagern können. Im Innern befinden sich in optisch fast leerer Matrix tubuläre, kugelige oder plattenartige Strukturen, die durch sehr osmophile Membranen begrenzt werden und mit diffusen feinkörnigen Massen gefüllt sind. Die residual bodies besitzen damit teilweise blätterteigartigen Aufbau.

Stellenweise findet man auch Mitochondrienstapel. Deren Cristae sind dann sehr dicht und bisweilen unscharf gezeichnet, so daß man eine unregelmäßig verlaufende Innenmembran vermuten kann. Hier trifft man auch auf große, runde Lipidgranula, die den Umfang von bis zu drei Mitochondrien annehmen können.

Sie besitzen vollkommen homogenen und unstrukturierten Inhalt, der jedoch sehr elektronendicht oder sehr dunkel sein kann. Bei den hellen Granula findet eine Anlagerung punktförmigen, unscharf gezeichneten Materials am Rande statt, so daß eine inhomogene Grenzmembran vorgetäuscht werden kann. Die dunklen Granula weisen eine verwaschene äußere Begrenzung auf, die nie eine membranartige Struktur erkennen läßt (Abb.2). Beide Einschlüsse können auch als Liposom oder Autophagoliposom bezeichnet werden.

Subsarkolemmal befinden sich viele pinozytotische Vesikel, deren Abschnürung von der Zellmembran noch teilweise zu erkennen ist.

1.3.3. Ventriculum cordis

1.3.3.1. Lichtoptischer Überblick

Der Ventrikel der Forelle gehört zum pyramidenförmigen Typ und ist damit spitz kegelförmig, wobei die Spitze den ventralsten Punkt des Herzens bildet. Es liegen beide für viele Teleosteer typischen Myokardgewebstypen vor: außen die schmale Kompakta und innen die einen wesentlich größeren Umfang annehmende Spongiosa, die nur einem engen Herzlumen Raum läßt.

Die äußere Oberfläche der kompakten Muskelschicht ist nicht ganz eben und wird von einer Lage flacher Epikardzellen begrenzt. Diese nehmen lediglich im Bereich des halbmondförmigen Kernes leicht an Umfang zu. Meist ist ein deutlicher Nucleolus zu unterscheiden. Direkt darunter befindet sich ein Bindegewebsspolster aus dicken Bündeln halbkreis- oder wellenförmiger Kollagenfasern. Zum Myokard hin nimmt ihr Anteil ab und wird von elastischen Fasern ersetzt, die sich im Semidünnschnitt als hell rosarote Matrix darstellen.

Direkt über dem Plasmalemm der äußersten Muskelzelle liegen Quer- und Längsschnitte von feinen koronaren Kapillargefäßen, deren senkrecht eingesinkende Stellen in die Kompakta stellenweise gut

zu verfolgen ist. Sie können sich in der Tiefe y-förmig verzweigen. Epikardnah und eingebettet in das kollagene Faser-
gewebe findet man große Koronararterien, die einen typischen
Wandbau aufweisen: feine Tunica interna und externa sowie
eine starke Tunica media mit mehreren Schichten glatter Mus-
kelzellen. Korrespondierend sind ein oder mehrere Koronarve-
nen anzutreffen. Vereinzelt zwischen den Bindegewebsfasern
befinden sich auch Fibrozyten mit länglichem Kern im Subepi-
kard. Das subepikardiale Bindegewebe kann streckenweise ins
Myokard eindringen, so daß Myokardzellinseln oder -halbinseln
entstehen können, die isoliert in dem das Herz umgebenden
Bindegewebsspolster liegen.

Die Ventrikelkompakta besteht aus zwei gleich starken Lagen.
Die äußere Schicht läuft dabei zirkulär, die innere parallel
zur Längsachse. Bulbusnah kann die Kompakta an Umfang zuneh-
men und sogar dreischichtig werden. Dies geschieht durch Auf-
lagerung einer äußeren, sich längs erstreckenden Myokardzell-
schicht. Dieser sehr enge Muskelzellverband bildet eine
scharfe Grenze zu dem sich nach innen anschließenden, wesent-
lich umfangreicheren spongiösen Herzmuskelgewebe, das aus
einer dichteren Vernetzung stärkerer Trabekel als im Atrium
besteht. Sie werden filmartig von einer einzelligen Schicht
dünner Endokardzellen überzogen, die untereinander enge Kon-
taktstellen aufweisen. Die entstehenden Freiräume des schwamm-
artigen Gewebes werden allseits von dem durchfließenden venö-
sen Blut umspült. Die in den einzelnen Spongiosabälkchen lie-
genden Myokardzellen können gestreckt oder wellenförmig ver-
laufen. Sie sind in der Kompakta verankert und können dort
sowohl entspringen als auch enden. Das äußere Drittel der
Spongiosatrabekel scheint manchmal sternförmig zum Herzlumen
gerichtet zu sein, um sich am Übergang zum mittleren Drittel
in alle Richtungen zu verzweigen. Im allgemeinen bilden bis
zu 20 Zellen ein Spongiosabälkchen, das sich in seinem wei-
teren Verlauf mehrmals aufsplintern kann, um sich so netzar-
tig zu verzweigen und ein reiches Maschenwerk zu bilden. An-
satzweise ist zwischen Kompakta und Spongiosa eine feine Bin-
degewebsschicht anzutreffen.

Vor allem im spongiösen Myokardanteil können die Muskelzellen beträchtliche Längen erreichen. Sie sind spindelförmig, wobei sich der stärkste Umfang etwa in der Zellmitte ergibt, wo auch der längliche Zellkern lokalisiert ist. Sein Chromatin ist randständig. Vereinzelt sind im kompakten Myokardgewebe Kapillargefäße ausgebildet, die nur einer Blutzelle im Querschnitt Raum lassen. Ihre Hauptmasse reicht lediglich zu zwei Dritteln in die Kompakta hinein. Das innerste Drittel enthält nur noch sehr wenig Kapillarien. Im Überblick erscheint das Muskelgewebe nicht homogen, es besteht nicht ausschließlich aus aneinanderliegenden Myokardzellen. Immer wieder erscheinen Bezirke, in denen mehrere Vakuolen, die optisch fast leer erscheinen, zwischen den Zellen zum Liegen kommen. Stellenweise kann auch eine endothelartige Zelle angelagert sein. Diese Vakuolenansammlungen können ein- bis zweifache Zellgröße erreichen und sind gleichmäßig in der gesamten Kompakta verteilt.

Die starken, die Muskelzelle in seiner ganzen Länge durchziehenden Myofibrillen - es sind meist zwischen vier und sieben - sind an der Zellperipherie angeordnet. Die sich dunkel darstellenden Z-Banden ergeben das typische Bild quergestreifter Wirbeltiermuskulatur.

Um den Kern herum befinden sich in einigen Zellen kugelige Einschlüsse, die sich unterschiedlich stark dunkelviolett in der Masson-Trichrom-Färbung darstellen.

Die zwei, das Ostium arteriosum verschließenden, primären Klappen inserieren zu gleichen Teilen an Bulbus arteriosus und Ventrikel. Im Ruhezustand wölben sie sich zum Ventrikel hin vor.

Die Atrioventrikulär- und Ventrikulobulbäröffnung liegen an der Herzbasis dicht nebeneinander und begrenzen die zwischen ihnen liegende Bulbo-auriculär-Leiste. Jede Herzklappe inseriert auf breiter Fläche mit einem schmalen, rein kollagenen Bindegewebssaum direkt auf den innersten Myokardzellen. Die Hauptmasse der Klappen besteht aus elastischem Bindegewebe mit einigen Fibrozyten. Nur zum Rand hin sind wellenförmig angeordnete Kollagenansammlungen zu finden.

1.3.3.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

1.3.3.2.1. Endokard

Die Endokardzellen des Ventrikels sind kleiner und flacher als im Atrium. Im Gebiet des Kernes sind sie am dicksten und wölben sich meist ins Herzlumen vor. Der Kern kann sich aber auch keilförmig zwischen zwei darunterliegende Myokardzellen einsenken. Im Kerninneren sind kräftige Chromatinschollen und randständige Chromatinmassen zu erkennen. Ein Nucleolus hebt sich nur selten ab. In den zytoplasmareichen Anteilen der Zellen sowie in einigen bauchig aufgetriebenen Abschnitten der dünneren Zellplatten sind verschiedene Einlagerungen zu sehen: runde Mitochondrien, polygonale Zellgranula und Zytofilamente.

Unter dieser Zellschicht liegt der extrazelluläre schmale Subendokardialraum, der bis zu den feinen, miteinander kommunizierenden Gewebsspalten zwischen den Muskelfasern reicht und wechselnde Mengen an Bindegewebe enthält: vorwiegend Elastinfasern und Kollagenfibrillen, die sich im Querschnitt als rundliche, gleichmäßig geschwärzte Scheiben darstellen.

1.3.3.2.2. Spongiosa

Im Zentrum der Muskelzellen der Spongiosa befindet sich ein sehr großer, unregelmäßig geformter Zellkern mit randständigem Chromatin. Der Nucleolus besteht aus einer dichten und meist geschlossenen Ansammlung dunkler Körnchen. Die zwei bis vier peripher gelegenen Myofibrillen verlaufen parallel zueinander in Längsrichtung der Zelle. Z-I-A-Banden und H-Zonen sind deutlich zu unterscheiden (Abb.3). Auf Höhe der Z-Streifen durchqueren Disci intercalares die Muskelfibrillen, deren feine Filamente streng parallel zueinander verlaufen. Die meist ovalen bis bohnenförmigen Mitochondrien besitzen querverlaufende Cristae aus sehr elektronendichten Membranen. In der Nähe der Myofibrillen und der sich dort befindlichen

Mitochondrien liegen zahlreiche Ansammlungen kleiner Glykogengranula. Das Zytoplasma ist reichlich von freien Ribosomen durchzogen. Auffallend ist ein hoher Anteil von größeren membranumgebenen Vakuolen innerhalb der Zellen, deren Inhalt nur aus "verdünntem" Zytoplasma zu bestehen scheint. Er verleiht dem gesamten Gewebe ein blasiges, aufgelockertes Aussehen. Ähnliche, noch größere Strukturen liegen als interzelluläre Spalten zwischen den Myokardzellen. Deren deutliche Plasmalemmata lagern sich sehr eng aneinander an, weisen aber nur wenige Nexus und fasciae adhaerentes auf. Zwischen den Zellen sind vereinzelt Kollagenfasern zu finden.

Die Mitochondrien können auch halbmond- oder hufeisenförmig mit querverlaufenden Cristae sein, die sich sehr fein und unregelmäßig von der hellen Matrix abheben. Teilweise scheinen sie auch bis zu einem Viertel von einer großen leeren Vakuole ausgefüllt zu sein.

Die Sarkomere der Myofibrillen besitzen Z-I-A-Banden, H-Zonen und manchmal angedeutete M-Linien. Am Plasmalemm erweitern sich die Z-Banden bisweilen zur Zellgrenze hin. Die Z-Streifen stellen sich nicht immer homogen dar. Manchmal scheinen sie ganz unterbrochen zu sein oder nur noch als feines "Fädchen" zu verlaufen. Öfter erscheinen sehr dicke Myofibrillen, die sich dann in zwei bis drei dünnere aufteilen können, um Mitochondrien und Zytoplasma zwischen sich einzuschließen. Im weiteren Verlauf können sie sich aneinander annähern, um im Bereich der Z-Streifen wieder miteinander in Kontakt zu treten. Endokardnah sind die Muskelfibrillen nicht immer geradlinig gestreckt, sondern rollen sich zur Trabekelaußengrenze hin häkchenartig ein. Feine Membranschnitte des sarkoplasmatischen Retikulums sind über die gesamte Sarkomerlänge anzutreffen.

Im gesamten Zytoplasma kann man Fettgranula finden, an deren Außenseite sich feines elektronendichtes Material anlagern kann. Sie können sich wie Käselaike übereinander stapeln und dabei leicht abflachen.

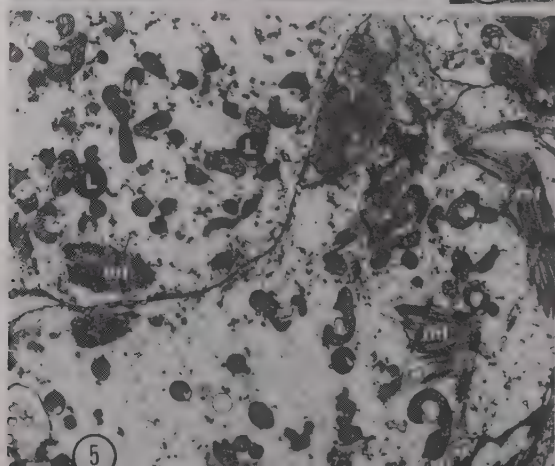
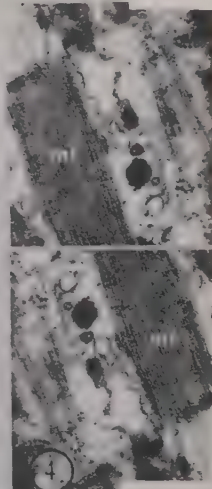
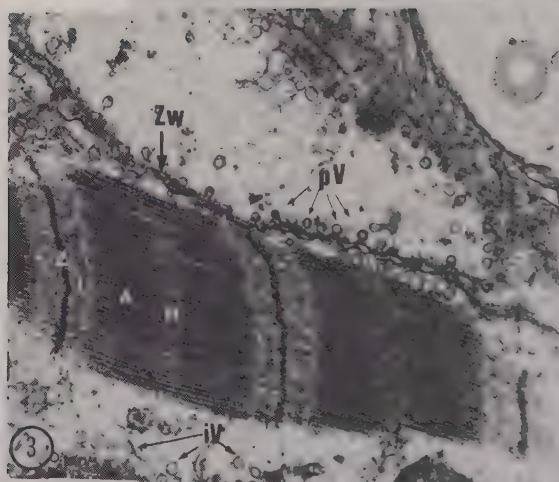
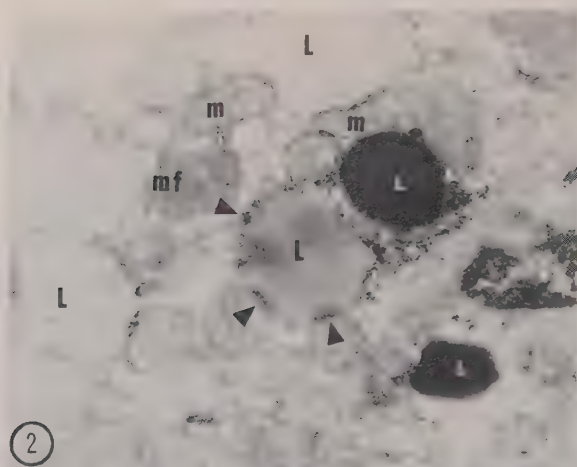


Abb.2: Regenbogenforelle, Myokard des Atriums.

Mehrere Liposomen (L) unterschiedlicher Elektronendichte zwischen Mitochondrien (m) und Myofibrillenquerschnitten (mf); an den mäßig elektronendichten Liposomen ist randständige Anlagerung elektronendichten Materials (▲) erkennbar.

Vergr. 25 200 x

Abb.3: Regenbogenforelle, Ventrikelspongiosa.

Bandenzeichnung einer Myofibrille;

Z-Streifen (Z);

Zellwand (Zw);

I-Band (I);

A-Band (A);

H-Zone (H).

Am Plasmalemm Abschnürung pinozytotischer Vesikel (pV); im Zytoplasma intrazelluläre Vesikel (iV).

Vergr. 25 900 x

Abb.4: Regenbogenforelle, Myokard der Kompakta.

Spezifische Herzgranula mit zentralem Dichtekern und elektronendichter, peripherer Randzone, die von einer Membran begrenzt wird;
Myofibrillen (mf).

Vergr. 25 900 x

Abb.5: Regenbogenforelle, Ventrikelkompakta.

"Helle" Myokardzellen mit geringer Organellendichte, geringgradige Glykogeneinlagerung (G);

Myofibrillenfragmente (mf);

Mitochondrien mit vakuoligen Strukturen (m) liegen einzeln im Zytoplasma verteilt;

Liposom (L).

Vergr. 8 400 x

Vereinzelte oder in Gruppen bis zu 20 findet man spezifische Herzgranula mit Hof. Sie besitzen einen zentralen Dichtekern, der von einer transparenten Hofzone und einer zuweilen undeutlichen, teilweise mehrschichtigen Membran umgeben ist. Sie sind meist rund, teilweise auch ellipsoid. Die Zentren verschiedener Granula unterscheiden sich kaum in ihrer Osmophilie, lediglich die Membranhülle ist bisweilen unvollständig oder fehlt ganz. Die Feinstruktur des zentralen Dichtekerns erscheint bei stärkerer Vergrößerung granuliert oder auch vesikulär, wobei vor allem in der Randzone größerer Granula kranzförmig angeordnete Vesikel ausgebildet sind. Eine kristalline Grundstruktur innerhalb des Zentrums ist nicht zu erkennen (Abb.4).

1.3.3.2.3. Kompakta

Die Myokardzellen der Kompakta sind dicht dreidimensional angeordnet: mehrere Zellquerschnitte liegen neben Schräg- und Längsanschnitten. Man kann zwei Zelltypen unterscheiden:

1. Helle Zellen (Abb.5): Sie besitzen einen Kern mit sehr unregelmäßiger äußerer Begrenzung, der bei verschiedenen Zellen von unterschiedlicher Form sein kann. Das Nucleoplasma ist sehr hell, meist kann nur ein Nucleolus differenziert werden. Die wenigen Zellorganellen befinden sich meist ausschließlich im Zentrum der Zelle. An der Peripherie ist ein breiter heller Zytoplasmasaum auszumachen, der nur wenige Ribosomen und membranumschlossene Vesikel erkennen läßt. Die zentral gelegenen Mitochondrien sind meistens rund, selten hufeisenförmig, enthalten Vakuolen und können geschwollen sein. Ihre dunklen Cristae verlaufen wellenförmig und sind nicht immer klar voneinander zu unterscheiden. Zwischen und neben ihnen liegen pro Zelle zwei bis drei Myofibrillen, bei denen oft nur Z-I-A-Banden auszumachen sind. Die H-Zonen sind nur selten sichtbar. Auf Höhe des Z-Streifens lassen sich einige Anschnitte des sarkoplasmatischen Retikulums erkennen. Zahlreiche optisch leere Vakuolen sind im gesamten Zytoplasma anzutreffen.

2. Dunkle Zellen (Abb.6): Dieser Zelltyp ist dadurch charakterisiert, daß nur wenig von dem dunklen, ribosomenreichen Zytoplasma zu erkennen ist. Die Zellen sind mit Organellen vollgepackt. Die großen Zellkerne besitzen ein elektronendichtes und unregelmäßig gewundenes Nucleolemm. Sie sind chromatinreich mit mehreren zentralen Chromatinschollen. Ein bis drei Nucleoli lassen sich erkennen. Die Mitochondrien können sehr groß und bohnenförmig oder klein und rund sein. Sie können entweder in kleineren Gruppen liegen, wobei ihre Außenmembranen sich nicht berühren, oder in großer Anzahl dicht zusammen gepackt angeordnet sein und wie ein Stapel erscheinen. Diese Mitochondrienaggregate befinden sich häufig zwischen Zellmembran und einer darunter liegenden Myofibrille. Die sehr feinen, parallel verlaufenden Cristae heben sich gut von der hellen Matrix ab. Ein bis sieben Myofibrillen mit sehr feiner Filamentzeichnung können einzeln liegen oder aus einer einzigen Fibrille entstehen. Sie kann sich bis zu dreimal teilen, wobei Mitochondrien zwischen ihnen eingeschlossen werden. Z-I-A-Bänder und H-Zonen können unterschieden werden. Myofibrillenquerschnitte lassen die für Wirbeltiere typische hexagonale Anordnung von Aktin- und Myosinfilamenten erkennen. Das sarkoplasmatische Retikulum zeigt sich nur in wenigen Tubulusanschnitten. In vielen Zellen sind 1 - 5 Fettgranula auszumachen, die dann zusammen liegen und nicht gleichmäßig im Zytoplasma verteilt sind.

Disci intercalares stellen eine Verbindung auf Höhe der Z-Streifen zwischen den Myofibrillen aneinandergrenzender Zellen her. Die Zellgrenzen verlaufen von Myofibrille zu Myofibrille stufenförmig. Subsarkolemmal befindet sich manchmal sehr elektronendichtes (Z-Streifen ähnliches) Material.

Unter der Zellwand kommen stellenweise Ansammlungen kleinster Vesikel mit dunkler Grenzmembran und etwas hellerem, nicht homogenem Inhalt vor. Dabei ist die dem Plasmalemm zugewandte Seite immer etwas heller.

Zwischen größeren Zellverbänden heller und dunkler Muskelzellen befinden sich häufig, aber in unregelmäßigen Abständen,

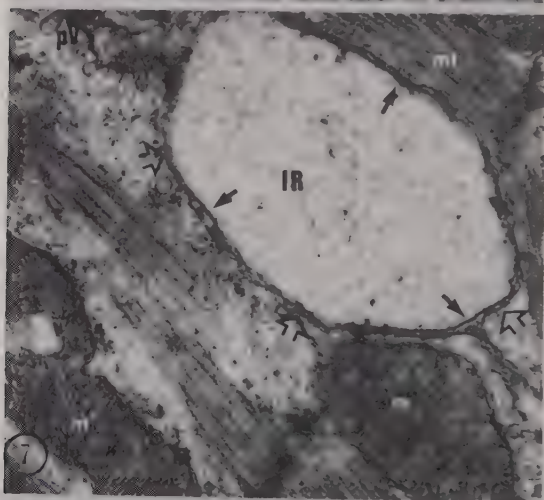
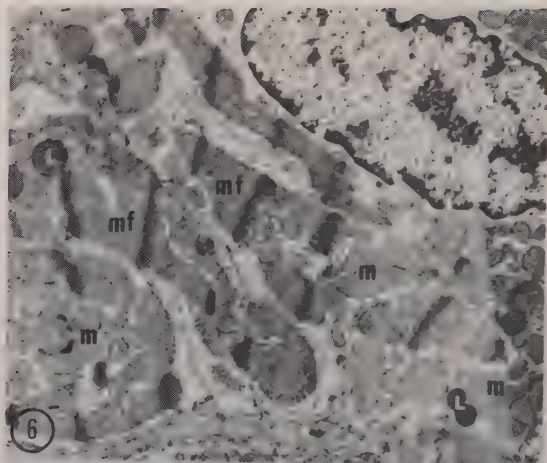


Abb.6: Regenbogenforelle, Ventrikelkompakta.

"Dunkle" Myokardzellen mit hoher Organellendichte;
Mitochondrienstapel (m) sind zwischen die intakten
Myofibrillen (mf) eingelagert;
Liposomen (L).
Vergr. 8 400 x

Abb.7: Regenbogenforelle, Ventrikelkompakta.

Erweiterter Interzellularraum (IR) zwischen zwei
Myokardzellen mit zytoplasmaähnlichem Inhalt;
Grenzmembran des Interzellularraums (▲);
Zellwand der Myokardzellen (↗);
pinozytotische Vesikel (pV) an der Myokardzellwand;
Mitochondrien (m);
Myofibrillen (mf).
Vergr. 36 800 x

Abb.8: Regenbogenforelle, Ventrikelkompakta.

"Lymphgefäß": Endozellkern (K); Endothel (▲);
Myokardzelle (My).
Vergr. 8 400 x

einzelne Vakuolen oder Ansammlungen von vier bis sechs großen Vakuolen (Abb.7). Sie sind immer von einer feinen elektronendichten Membran umgeben, die dem Plasmalemm der angrenzenden Muskelzelle sehr eng anliegt und mit ihr zusammen den Anschein einer Doppelmembran erweckt. Manchmal besitzen die interzellulären Vakuolen eindeutige Endothelzellen, so daß sie vermutlich als Lymphgefäße angesprochen werden können (Abb.8). Ihr Inhalt gleicht dem Zytoplasma heller Zellen und kann residual bodies einschließen. Sie können ein- bis zweifache Myokardzellgröße annehmen und dem Gewebe ein "blasiges" Aussehen vermitteln. Dazu tragen auch kleinere Vakuolen bei, die von einer feinen Membran umgeben sind und sich innerhalb der Zellen befinden.

Gleichmäßig eingelagert zwischen helle und dunkle Muskelzellen sind Kapillargefäße zu beobachten, die im Querschnitt ein bis zwei Blutzellen Raum lassen (Abb.9). In hellen wie auch in dunklen Zellen werden rundliche homogene Fetttröpfchen eingelagert, die unterschiedlich elektronendicht sind und nicht immer von einer Membran umgeben werden. Außerdem stößt man immer wieder auf kleinste Subkompartimentierungen im Zytoplasma der Muskelzellen, die vermutlich intrazelluläre Sequestrierungen in Form sekundärer Lysosomen darstellen. Sie zeichnen sich durch eine unregelmäßig verlaufende Doppelmembran mit feinkörnigem Inhalt aus, in dem mehrere kleinste Vakuolen liegen.

1.3.3.2.4. Subepikard

Das Subepikard ist ein polsterartiges Gewebe, das den Raum zwischen Plasmalemm der äußersten Myokardzellschicht und dem Epikard ausfüllt. Es besteht hauptsächlich aus sehr feinen, gleichmäßig dünnen, gestreckt verlaufenden Bindegewebszellen, die sich alle parallel zueinander plattenförmig ausrichten (Abb.10). Sie verlaufen in regelmäßigen Abständen und verleihen dem Subepikard ein homogenes Aussehen. Zwischen den faserartigen Zellen befinden sich vereinzelt Fibrozyten. Die-

se sind lang, schmal und in Faserrichtung angeordnet. Sie sehen aus, als würden sie fast nur aus einem großen, unregelmäßigen, dunklen Kern bestehen, der grobe Chromatinschollen aufweist. Der dünne, dunkel granuliert Zytoplasmasaum verschwindet stellenweise gänzlich, und es sieht aus, als würden Nucleo- und Plasmalemm direkt aneinander angrenzen. In der sehr elektronendichten Grundsubstanz befinden sich feinste Kollagenfasern und Elastin.

Direkt auf den äußersten Myokardzellen liegen feine Kapillaren auf. Ihre Wand besteht nur aus einschichtigem Endothel. Das Lumen läßt im Querschnitt maximal für drei Blutzellen Raum (Abb.11).

Im Subepikard des Ventrikels verlaufen auch einzelne zarte, unmyelinisierte Nerven. Sie sind im Querschnitt rund oder rundoval und von einer feinen Membran umgeben. Im Inneren sind kleine Vesikel sichtbar, die wie eingestreute Sandkörner aussehen.

Vereinzelt zwischen den elastischen Fasern, vermehrt jedoch direkt unter dem Epikard, befinden sich Kollagenfasern oder Faserbündel. Epikardnah verlaufen sie wellenförmig in dicken Strängen, während sie myokardnah geradlinig gestreckt angeordnet sind.

In einem Fall war am Ventrikel eine Nerveneintrittsstelle zu erkennen. Im Subepikard nähert sich dabei ein Strang auffälligen Gewebes an die äußere Myokardgrenze an und läuft eine kurze Strecke parallel zu ihr. Er besteht aus einem Zusammenschluß ovaler oder längsovaler Axonanschnitte unmyelinisierter Nerven, die von einer dicken osmiophilen Doppelmembran umgeben sind. In allen lassen sich drei verschiedene Strukturen unterscheiden:

1. Neurotubuli,
2. kleine Vesikel, die wahrscheinlich Azetylcholin enthalten,
3. große, "densecore" Vesikel mit leichtem, körnigen Inhalt, der Peptidtransmitter darstellen könnte.

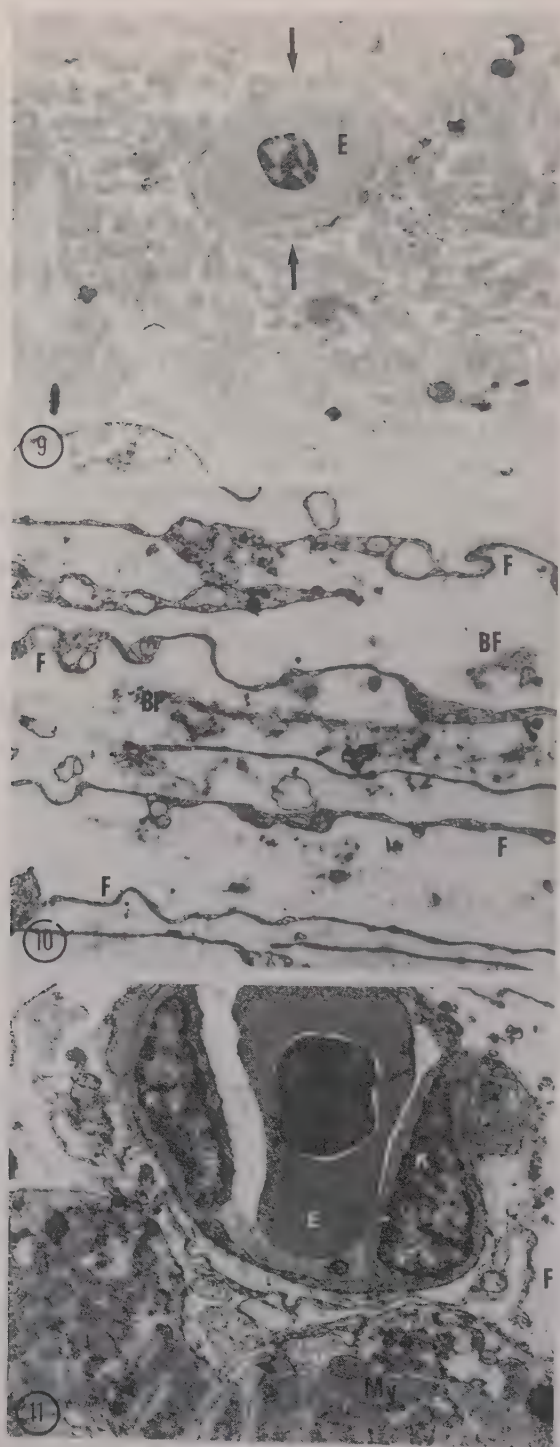


Abb. 9: Regenbogenforelle, Ventrikelkompakta.
Kapillargefäß (↑) mit Erythrozyt (E) in
der kompakten Ventrikelmuskulatur.
Vergr. 5 040 x

Abb.10: Regenbogenforelle, Subepikard.
Plattenartige Anordnung von Fibrozytenaus-
läufern (F) mit dazwischenliegenden freien
Bindegewebsfasern (Bf).
Vergr. 8 400 x

Abb.11: Regenbogenforelle, Subepikardiales Koronargefäß,
der Ventrikelkompakta direkt aufliegend.
Endothelzellkerne (K);
Erythrozyt (E);
subepikardiale Fibrozytenausläufer (F);
Myokardzelle (My).
Vergr. 8 400 x

Daneben liegen vereinzelt Mitochondrien mit unregelmäßig verlaufender Innenmembran. Vom Plasmalemm wird ins Zellinnere eine große Zahl kugeligter Vesikel tropfenförmig abgeschnürt. Sie sind von einer dicken, sich dunkel darstellenden Membran umgeben (Abb.12). Die Anschnitte kleinerer Hüllzellen weisen vor allem Mitochondrien auf.

1.3.4. Bulbus arteriosus

1.3.4.1. Lichtoptischer Überblick

Das einschichtige Epikard aus squamösen Zellen, die sich nur am Kern wenig in den Perikardialraum vorwölben, bildet eine durchgehende Hülle um den gesamten Bulbus arteriosus. Die zytoplasmatischen Anteile der Zellen sind flach im Querschnitt. Tangential getroffen zeigen sich die Zellen weit ausgedehnt und unregelmäßig. Viele entlassen fingerartige Plasmaprojektionen, die mit denen anderer Endokardzellen in Kontakt treten.

An der Verbindung zum Ventrikel nimmt das subepikardiale Bindegewebe deutlich an Umfang zu und scheint diese Nahtstelle auszupolstern. Hier befinden sich auch starke Koronargefäße, die leichte Vertiefungen in die Bulbusbasis drücken. Auch Fetteinlagerungen sind vereinzelt hier anzutreffen.

In der Masson-Trichrom-Färbung scheint das Bulbusgewebe aus wenigen Zellen mit größeren, dazwischenliegenden Freiräumen zu bestehen, die sich bläulich anfärben. Es handelt sich dabei um vorwiegend elastisches Bindegewebe, in dem Fibrozyten liegen. Im äußeren Teil der Bulbuswand befinden sich dicht gepackte Bindegewebszellen, die parallel zur Längsrichtung verlaufen. Daran grenzt nach innen eine zirkulär verlaufende Schicht von Fibrozyten, zwischen denen sich aber bereits etwas mehr Bindegewebe befindet. Die innerste Schicht ist unterbrochen: es spalten sich einzelne, dicke Gewebssäulen ab, die sehr eng aneinander liegen und dem Zentrum zustreben.

Ihre Ränder weisen den größten Gehalt an Bindegewebsfasern auf. Sie lassen nur ein kleines schlauchförmiges Lumen frei, in das die stumpfen Kuppeln der Gewebssäulen hineinragen. Die äußerste feine Schicht der Bulbuswand besteht nur aus kollagenen Bindegewebsfasern ohne Einlagerung von glatten Muskelzellen.

Die Fibrozyten sind im Bindegewebe dreidimensional zueinander angeordnet. Daneben wechseln sich längsverlaufende und konzentrische Bereiche ab. Die Bindegewebszellen an der äußeren Randzone der Bulbuswand sind manchmal fischgrätenartig in das Bindegewebe eingelagert und verleihen dieser Schicht damit ein kompaktes Aussehen. Im gesamten Bulbusgewebe befinden sich schmale Spalten von meist sichelförmigem Querschnitt, die von Endothel ausgekleidet und mit Blutzellen gefüllt sind. Es handelt sich um kapilläre Gefäße.

Die letzte Herzkammer geht nahtlos durch Dünnerwerden der Wand und Lumenverengung in den Truncus arteriosus über, der den kaudalen Abschnitt der Ventralaorta bildet.

1.3.4.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

1.3.4.2.1. Endokard

Die Endokardzellen des Bulbus sind flach und werden nur am Kern deutlich in das Herzlumen vorgewölbt. Die langen schmalen Zellausläufer zweier benachbarter Zellen können sich auch überlappen, so daß stellenweise ein zweischichtiges Endothel vorzuliegen scheint. Insgesamt sind die Zellen dicker als im Endokard des Atriums. Feine, häkchenartige Zytoplasmaausläufer reichen in das darunterliegende Bindegewebe und scheinen die Endokardzelle fest zu verankern. Der Kern hat rundovalen Querschnitt und ist gleichmäßig chromatinreich. Über die gesamte Zelle verteilt befinden sich rundliche bis ovale, sehr elektronendichte Körperchen neben kleineren, noch massendichteren. Sie nehmen zusammen den größten Teil

des Zytoplasmas ein. Die äußere Kontur ist bei beiden unscharf. Außerdem sind auch helle, mittelgroße, länglich-ovale Vesikel sichtbar.

In dem schmalen Zytoplasmasaum auf der Lumenseite des Kerns befindet sich meist eine einschichtige Reihe der dunkleren Einschlüsse, während im restlichen Zellkörper hellere und dunklere Körperchen gleichmäßig gemischt sind. Das dunkle Zytoplasma erscheint durch eine gleichmäßige Verteilung freier Ribosomen homogen. Nur selten finden sich feine, schlauchartige Membranfilamente mit hellem Inhalt.

1.3.4.2.2. Bulbuswand

Der Übergang zwischen Ventrikel und Bulbus arteriosus gestaltet sich derart, daß einzelne Myokardtrabekel in die vorwiegend bindegewebige Wand des Bulbus polypenartig vordringen. Hier fallen vor allem dicht gepackte Bündel kollagener Fasern auf, zwischen denen auch feine Stränge kollagenen Bindegewebes liegen. Sie umschließen die einzeln liegenden Fibrozyten, die sich durch eine große Anzahl länglich ovaler bis birnenförmiger Mitochondrien auszeichnen (Abb.13). Diese besitzen eine gut abgegrenzte Doppelmembran und eine aufgelockerte, hell-flockige Innenstruktur ohne deutliche Cristaebildung. Im ribosomenreichen Zytoplasma befinden sich gleichmäßig verteilt membranumgebene Vesikel unterschiedlichster Form und Größe. Vereinzelt sind "residual bodies" zu finden. Der Kern ist wie die gesamte Zelle bizarr geformt und chromatinreich. Daneben werden auch kleinere Fibrozyten sichtbar. Sie scheinen in sehr dichten Kollagenbündeln "eingepackt" zu liegen. Die Zellen besitzen einen unregelmäßigen Umriß und nur wenig Zytoplasma mit vereinzelt kugelförmigen Mitochondrien, die verwaschene Innenstruktur aufweisen. Der aufgehellte Kern füllt einen Großteil der Zelle aus.

Die Kollagenfasern vermitteln in diesem ventrikelnahen Bulbusbereich eine sehr kompakte Gesamtstruktur. Sie schließen oft schleifen- oder hufeisenförmig die Fibrozyten ein.

In Richtung des Lumens und weiter zur ventralen Aorta hin nimmt die Zahl der Kollagenbündel immer weiter ab, bis fast ausschließlich Fasern elastischen Bindegewebes den Hauptteil der Bulbuswand bilden. Sie sind feiner und kürzer als Kollagenfasern und liegen oft eng aneinander in langen, geraden oder wellenförmig verlaufenden Zügen. Daneben erscheinen Bereiche, in denen die Fasern eine ungeordnete Beziehung zueinander aufnehmen, wobei sie manchmal dicht gepackt, dann wieder wolkig aufgelockert mit optisch leeren Zwischenräumen zu liegen kommen (Abb.14). Elastinquerschnitte erscheinen wie sehr elektronendichte, rundliche Punkte.

Die Querschnitte der hier vorkommenden Fibrozyten stellen sich länglich, aber mit sehr bizarren Konturen dar. Die Kerne füllen einen Großteil der Zelle aus und sind ebenso bizarr geformt (Abb.14). Sie scheinen in kleinen Bündeln zu liegen, die miteinander dreidimensional vernetzt sind. Innerhalb dieser Bündel verlaufen die Bindegewebszellen parallel zueinander. So erkennt man Zellzüge mit einem kleinen, rundovalen Querschnitt neben solchen, die schräg angeschnitten einen längsovalen Querschnitt aufweisen. Analog dazu stellen sich die Kerne dar, die einen rundlichen, sehr elektronendichten Nucleolus besitzen und sich chromatinreich darstellen. Vereinzelt fallen verdichtete Chromatinschollen auf. Das Zytoplasma der Fibrozyten besitzt eine körnige dichte Grundstruktur und ist organellarm: kleine optisch leere Vesikel kommen zwischen einzelnen rundlichen Mitochondrien zu liegen. Außerdem fallen verschieden lange Schläuche von endoplasmatischem Retikulum auf. Die meisten Bindegewebszellen liegen einzeln, selten sieht man mehr als zwei, die miteinander Kontakt haben.

Unregelmäßig über die gesamte Bulbuswand verteilt findet man feine, kapilläre Gefäße, in denen sich die verschiedenen Blutzellen einzeln hintereinander drängen (Abb.15). Die Mikrogefäße sind von kleinen, flachen Endothelzellen ausgekleidet, die durch eine Vielzahl runder, verschieden großer Einschlüsse auffallen. Diese sind gleichmäßig im Zytoplasma ver-

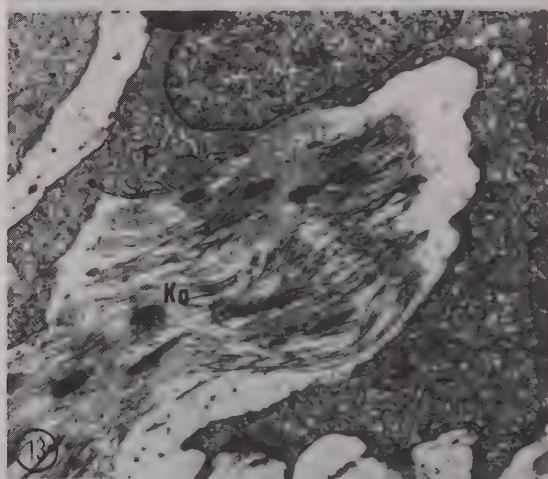
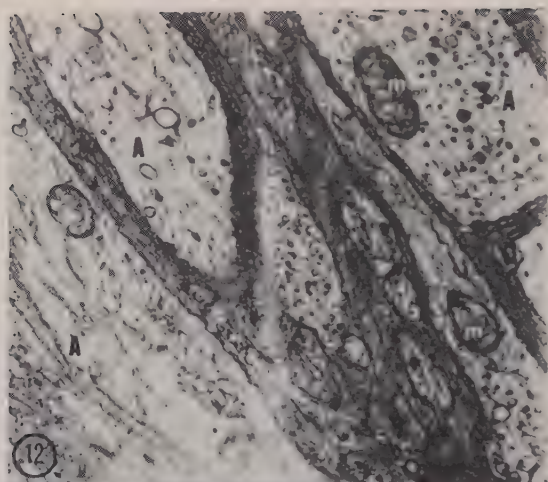


Abb.12: Regenbogenforelle, Ventrikelkompakta.

Anschnitt eines unmyelinisierten Nervenstranges.

Mitochondrien (m);

unmyelinisierte Axone (A).

Vergr. 25 900 x

Abb.13: Regenbogenforelle, Bulbus arteriosus, ventrikelnah.

Fibrozyt (F);

Kollagenfaserbündel (Ko).

Vergr. 13 900 x

Abb.14: Regenbogenforelle, Bulbus arteriosus.

Fibrozyten (F);

Elastinfasernetz (El).

Vergr. 3 800 x

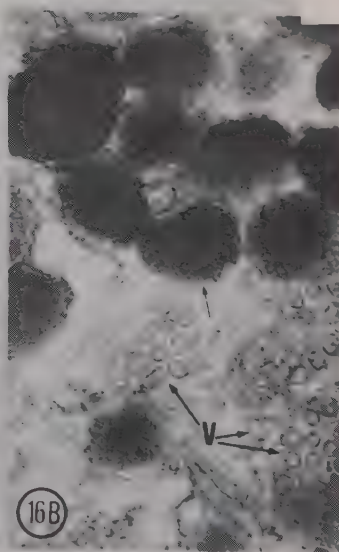
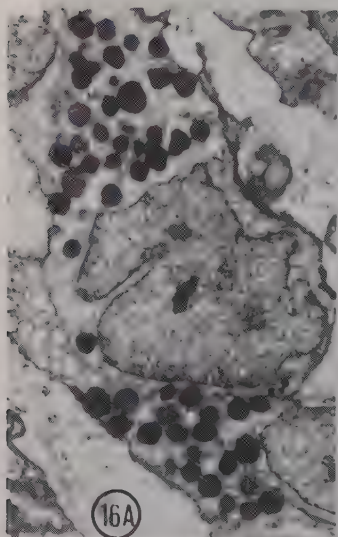
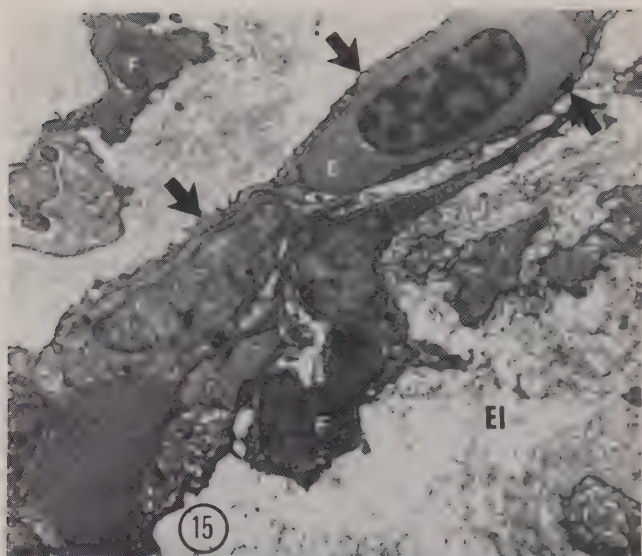


Abb. 15: Regenbogenforelle, Bulbus arteriosus.

Kapillargefäß - Längsschnitt im Bulbusbindegewebe.

Endothel (↑);

Erythrozyt (E);

Fibrozyt (F);

Elastinfasern (El).

Vergr. 5 040 x

Abb.16A: Regenbogenforelle, Bulbus arteriosus.

"Granulazelle" mit unterschiedlich elektronendichten Granula im Bulbusbindegewebe.

Vergr. 8 400 x

Abb.16B: Ausschnittvergrößerung aus dem Zytoplasma einer "Granulazelle".

Granula teilweise von einer feinen osmiophilen Membran (↑) umgeben, daneben zahlreiche Vesikel (V) mit mäßig elektronendichtem Inhalt.

Vergr. 36 800 x

teilt und sehr elektronendicht. Dazwischen finden sich größere massendichte Mitochondrien.

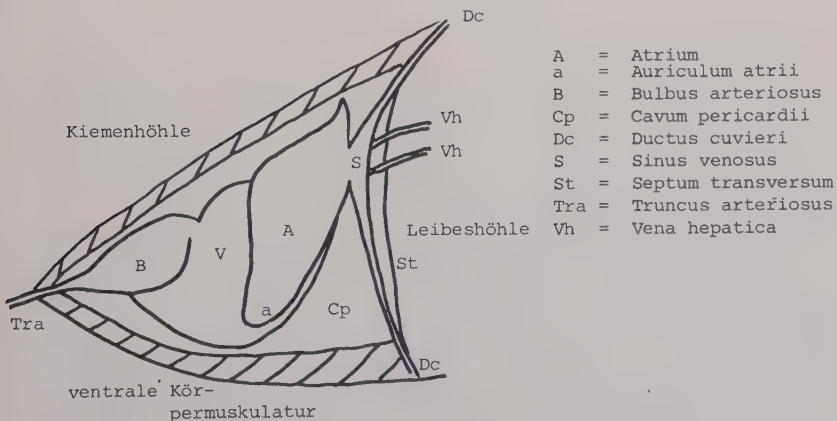
Daneben fallen im gesamten Bulbusgewebe Aggregationen aus meist 5 - 15 ungewöhnlichen Zellen auf, die ich als "Granulazelle" bezeichne: es handelt sich um meist unregelmäßig geformte Zellen mit großem, chromatinreichem Kern und dunklem Zytoplasma. Sie fallen durch eine große Zahl kleiner, ovoider oder sphärischer Einschlüsse mit einem Durchmesser von durchschnittlich 0,5 μ m auf, die manchmal über einer hellen Randzone von einer feinen elektronendichten Membran umgeben sind, die meist wellenförmig verläuft. Oft ist sie nur teilweise oder gar nicht zu erkennen. Der Inhalt kann sich hell mit feiner dunkler Körnung darstellen oder fast homogen elektronendicht sein. Es gibt auch Granula, die von hell zu dunkel schattieren. Sie treten in unterschiedlichen Größen auf (Abb.16). Dazwischen liegen viele kleinere, runde Vesikel, die von einer dunklen Membran umgeben sind und in dunklem körnigem Inhalt ein helleres Zentrum besitzen.

2. Goldorfe

2.1. Lage des Herzens

Die Kammern des fast parallel zur Körperlängsachse verlaufenden Herzens befinden sich in einer abgeflachten längsovalen Abteilung am kranialen Ende der Körperhöhle, die durch das Septum transversum von dieser abgegrenzt ist. Das gesamte Organ kann jedoch auch fast kugelige Gestalt annehmen und in einer ebenso geformten Höhle liegen. Die dorsale Begrenzung erfolgt durch den Oesophagus, die ventrale durch die Muskulatur über der Brustflosse. Von dorsal betrachtet teilt der Oesophagus die kraniale Körperhöhle in ein rechtes Drittel, das zur Zölmhöhle gehört, und zwei linke Drittel, in denen die Perikardhöhle liegt. Hier befindet sich der Ventrikel in der Medianen, der Bulbus arteriosus ist jedoch kaum nach links, Atrium und Sinus venosus nur wenig nach rechts verlagert.

Abb.17: Herz der Goldorfe, linke Seitenansicht in situ



2.2. Makroskopische Anatomie

Das Herz der Goldorfe liegt am Vorderende des Zöloms in der Perikardhöhle ohne besondere Aufhängevorrichtungen. Es wird kranial durch den Truncus arteriosus und kaudal durch die beiden Venae hepaticae und zwei Ductus cuvieri fixiert, die das Transversalseptum durchbrechen.

Am Aufbau des Herzens sind im wesentlichen drei Schichten beteiligt: außen liegt das Epikard, ein Epithel mit einer darunterliegenden Bindegewebsschicht, die auch als Subepikard bezeichnet wird. Dieses Epithel geht in die Auskleidung der Perikardhöhle über. Es ist nicht immer makroskopisch zu unterscheiden. Unter dem Epikard liegt das Myokard, das im Vorhof und vor allem im Ventrikel sehr bedeutenden Umfang annimmt und aus rötlichem Muskelgewebe besteht, während es im Sinus venosus nur sehr spärlich ist. Im Bulbus arteriosus besteht diese Schicht hauptsächlich aus dicken Bindegewebslagen. Der Innenauskleidung dient das Endokard, eine Endothelschicht mit einer zum Myokard liegenden Bindegewebschicht, dem Subendokard. Das einschichtige Endothel setzt sich in alle Gefäße hinein fort. Aus dem Endokard bilden sich die Herzklappen, die Ventile zwischen den einzelnen Abteilungen des Herzens, die ein Zurückfließen des Blutes verhindern.

Das S-förmige Herz besteht aus vier Kammern, die nacheinander von venösem Blut durchströmt werden: dem Sinus venosus, dem Atrium oder der Vorkammer, dem Ventriculum cordis, d.h. der Herz- oder Hauptkammer, und dem Bulbus arteriosus.

Als erste Kammer wird der Sinus venosus vom Blutstrom erreicht. Er liegt somit am meisten kaudal und stellt lediglich ein Sammelbecken für die Venen, das sind die beiden Venae cardinales communes (= Ductus cuvieri) und die zwei Venae hepaticae, dar, die von dorsal und ventral an das Herz gelangen. Abhängig vom Funktionszustand des Organs kann das davor liegende Atrium als die größte Herzkammer erscheinen, die pilzkappenartig kaudodorsal auf dem Ventrikel aufliegt.

Die Auriculae oder Herzohren können als lappenartige Ausläufer bis zur letzten Herzkammer, dem Bulbus arteriosus, reichen.

Das Ostium atrio-ventriculare liegt relativ weit kaudal auf der dorsalen Ventrikelwand, die äußerlich dunkler rot als die des Atriums erscheint und eine glatte Oberfläche besitzt. Die innere Oberfläche zeichnet sich durch feine Rillen und hügelartige Erhebungen aus. Der Ventrikel ist die am ventralsten liegende, sackförmige Herzkammer, die über das Ostium arteriosum in den Bulbus arteriosus, den vordersten Herzabschnitt, mündet, der nahezu waagrecht verläuft. Er hat die Form einer länglichen Zwiebel und sticht durch seine weißlich graue Färbung deutlich von den anderen Herzabschnitten ab. Nach kranial folgt der Truncus arteriosus, der bereits als kaudalster Teil der Ventralaorta dem Gefäßsystem zuzuordnen ist.

2.3. Mikroskopische Anatomie

2.3.1. Sinus venosus

2.3.1.1. Lichtoptische Untersuchungen

In den kaudal gelegenen Sinus venosus ergießen sich lateral die beiden Ductus cuvieri und weiter hinten die zwei Venae hepaticae. Diese in Blutflußrichtung als erste durchströmte Herzkammer neigt bei der Präparation dazu, sich vom Atrium zu lösen, das den schmalen dreizipfeligen Sinus venosus nach kranial begrenzt. Die Sinuswand ist gleichmäßig zwei bis drei Muskelzellschichten dünn und nimmt nur zum Atrium hin leicht an Stärke zu, um dann kontinuierlich in die Vorhofmuskulatur überzugehen. Die sehr schmalen Myokardzellbündel formen keine kontinuierliche Muskelschicht, sondern sind in wenig elastisches Bindegewebe eingebettet. Zarte Myofibrillen sind in geringerer Anzahl als in den Muskelzellen von Vorhof- und Hauptkammer verteilt. Das Lumen ist frei von Trabekeln.

Die innere Oberfläche ist vollständig von einer durchgehenden Schicht flacher Endokardzellen ausgekleidet, die auch die zwei symmetrischen Taschenklappen überzieht, die das Ostium sinoatriale während der Vorhofsystole vollständig verschließen, indem sie sich leicht überlappen. Die Klappenkörper selbst sind rein bindegewebig.

2.3.1.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

Einfache squamöse Epikardzellen bilden die äußere Bedeckung des Sinus venosus und der drei folgenden Herzkammern. Ihr Zytoplasma wird lediglich über dem großen, ovalen bis halbmondförmigen Kern leicht vorgewölbt, der mäßig randständiges Chromatin aufweist. Im durch zahlreiche Ribosomen dunkel granulierten Zellkörper befinden sich nur wenige runde Mitochondrien vom Cristaetyp. Daneben fallen zahlreiche pinozytotische Vesikel auf, deren Ablösung vom Plasmalemm gut zu verfolgen ist. Zwischenzellkontakte treten in Form von Desmosomen mit deutlicher Filamentanlagerung auf.

Der Subepikardialraum ist über Sinus venosus und Atrium sehr schmal und nur selten mit feinen Kollagenfaserbündeln gefüllt. An den Übergangsstellen zwischen Vor- und Hauptkammer sowie Ventrikel und Bulbus arteriosus kann er beträchtlich an Umfang zunehmen. Hier bietet er mit seinen elastischen Bindegewebsfasern ein Polster für große Koronararterien und -venen sowie zahlreiche koronare Kapillargefäße. Daneben liegen hier auch vereinzelt Fettzellen. Vor allem an der gesamten Ventrikeloberfläche befinden sich unter dem Epikard viele nutritive Blutgefäße, die die Myokardoberfläche leicht eindellen können. Nur selten trifft man im Anschnitt auf Fibrozyten. In den Hauptkammern kann das Subepikard auch septenartig in das Muskelgewebe eindringen, ohne die epikardialen Deckzellen mitzunehmen.

2.3.2. Atrium cordis

2.3.2.1. Lichtoptischer Überblick

Das Atrium ist eine unregelmäßig geformte Herzkammer mit dünnen trabekulären Wänden, die dem Ventrikel fallschirmartig aufsitzt. Seine Form wechselt funktionell bedingt mit dem kardialen Zyklus. Die Muskulatur setzt sich aus feinen Myokardzellsbälkchen zusammen, die sehr schmal sind, aber beträchtliche Länge annehmen. Die eigentliche Vorhofwand besteht oft nur aus ein bis zwei Muskelzellschichten, die von Epikard und Endokard bedeckt sind. Die sich in alle Richtungen verzweigenden Trabekel konvergieren zur Atrioventrikulär-Verbindung hin, um einen Canalis auricularis zu formen. Wenig interstitielles Kollagen befindet sich zwischen den Myokardzellen, die das Gerüst der Trabekel bilden. Peripher im Zytoplasma liegen wenig schmale Myofibrillen, die an ihren in regelmäßigen Abständen auftretenden Z-Banden unschwer zu erkennen sind. Allseits werden die auch als Musculi pectinati bezeichneten Trabekel von Endokard überzogen. Dies besteht teilweise aus kubischen, meist aber aus flachen Zellen, deren prominenter Kern das Zellplasma lumenwärts ausbuchtet kann. Fast alle Endokardzellen sind grob granuliert. Dabei wird in manchen Zellen der Körper fast vollständig von den zahlreichen, rundlichen, dunklen Granula ausgefüllt. Häufig ist eine starke Anlagerung von Blutzellen aus dem Atriumlumen an das Endokard zu erkennen, wobei neutrophile Granulozyten vorherrschen. Ein sich in der Toluidinblau-Safraninrot-Färbung hell rötlich-violett darstellender Subendokardialraum ist immer zu erkennen und kann stellenweise eine beträchtliche Dicke erreichen. Vor allem dort sind häufig Zellen anzutreffen, die sich durch große, dunkelblaue Granula im Zytoplasma auszeichnen. Diese Auffälligkeit ist an der gesamten Atriummuskulatur zu beobachten. Dazwischen liegen einzelne Kollagenbündel.

Die Atrioventrikularöffnung wird von zwei symmetrischen Klappen verschlossen, die von flachen Endothelzellen überzogen sind. Ihre Ansätze und Ränder bilden hauptsächlich starke Kollagenfaserbündel, während sich das Zentrum aus zahlreichen Fasern elastischen Bindegewebes zusammensetzt, in dem nur wenige Zellen anzutreffen sind. Die Klappen sind vorwiegend in der Vorhofmuskulatur verankert.

2.3.2.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

2.3.2.2.1. Endokard

Die sehr flachen Endokardzellen des Atriums wölben sich über dem Kern deutlich in das Herzlumen vor. Von hier aus erstreckt sich der Zelleib als eine dünne Hülle über die Muskelbalken. Die Zellen werden von einer dunklen Membran begrenzt. An der Zelloberfläche befinden sich regelmäßig ungleich lange, sehr schmale und feine Zytoplasmaausläufer, die an Häkchen erinnern und mit feinem, körnigem Zytoplasma gefüllt sind. Die Zellkerne sind länglich, oval oder halbmondförmig, das feine Chromatin ist meist randständig, ein Nucleolus nur selten erkennbar. Kernnah befinden sich wenige Mitochondrien mit dunklen, querverlaufenden Cristae. Randständig, am dichtesten gedrängt über dem Kern, liegt kettenartig aneinandergereiht eine Vielzahl von runden oder tropfenförmigen, mäßig bis stark elektronendichten Granula. Ihr Inhalt ist homogen oder, bei den helleren, leicht körnig. Immer ist eine feste umhüllende Membran zu unterscheiden. Sie entsprechen denen der Regenbogenforelle.

Der Golgi-Apparat ist meist klein und unauffällig. Zwischen den einzelnen Endokardzellen bestehen enge Verbindungen. Sie stellen knopfartige Desmosomen dar. Oft liegen bis zu vier solcher Kontaktstellen nebeneinander.

2.3.2.2.2. Subendokardialraum

Der Subendokardialraum wird von dem basalen Zytolemm der Endokardzellen und dem Myolemm der darunterliegenden Myokardzellen begrenzt. Er kann stellenweise einen sehr großen Umfang annehmen und den Durchmesser von zwei Myokardzellen erreichen oder sogar zu knopfartigen Ausbuchtungen in die Herzmuskulatur führen. Ausgefüllt wird er von Kollagenfasern, die nur selten zu dichten Bündeln angeordnet und in elastische Bindegewebsfasern eingebettet sind. Neben den im nächsten Kapitel beschriebenen Subendokardialzellen liegen hier Fibrozyten (Abb.18) sowie Rodletzellen (siehe 2.3.6.). Der Subendokardialraum dringt tief zwischen die die Atriumbälkchen bildenden Myokardzellen ein und formt somit auch den interzellulären Raum, der mit Material von heller, körniger Struktur gefüllt ist.

Überall im Subendokard des Vorhofs liegend fallen Zellen auf, die sich durch dunkles Zytoplasma und einen hohen Gehalt unterschiedlich großer und sehr elektronendichter Einschlüsse auszeichnen. Diese können alle Formen von unregelmäßig rund über oval bis tonnenförmig annehmen und sind, nicht immer erkennbar, von einer feinen Membran begrenzt. Neben dem großen, chromatinreichen Kern ist oft ein langer Golgi-Apparat mit randständig assoziierten Vesikeln zu sehen. Das Zytoplasma wird von vesikulären Vakuolen und feinen tubulären Strukturen geprägt.

Über den Ursprung dieser Zellen konnten folgende Beobachtungen gewonnen werden: Endokardnah fällt im Blutstrom eine große Zahl von neutrophilen Granulozyten mit durchschnittlich $0,4\text{ }\mu\text{m}$ großen Einschlüssen auf, die sich der Trabekeloberfläche nähern. Dies geschieht, indem ihre fangarmähnlichen Zytoplasmaausläufer mit den fingerförmigen Fortsätzen der Endokardzellen Kontakt aufnehmen. Sie können sich dann flächenhaft an deren Zellkörper anlagern. Häufig scheinen auch zwei nebeneinander liegende Endokardzellen förmlich auseinander zu weichen, um der weißen Blutzelle zwischen ihnen Platz zu bieten (Abb.19). In einem Fall wurde eine zap-

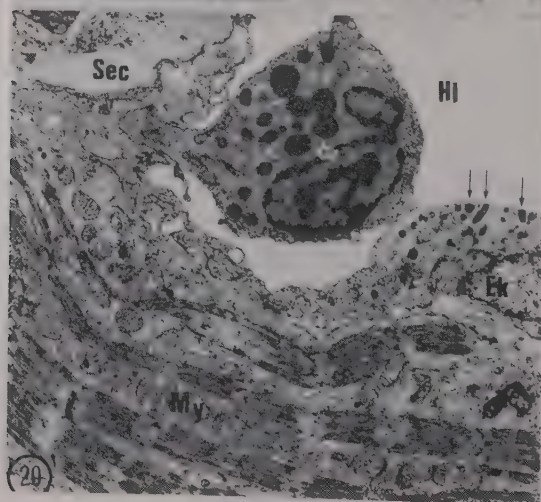
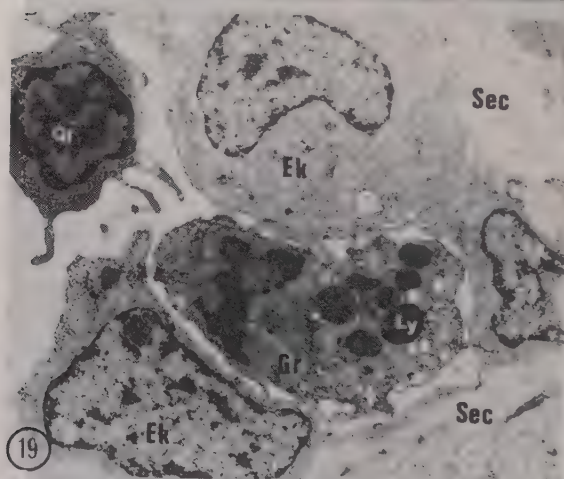
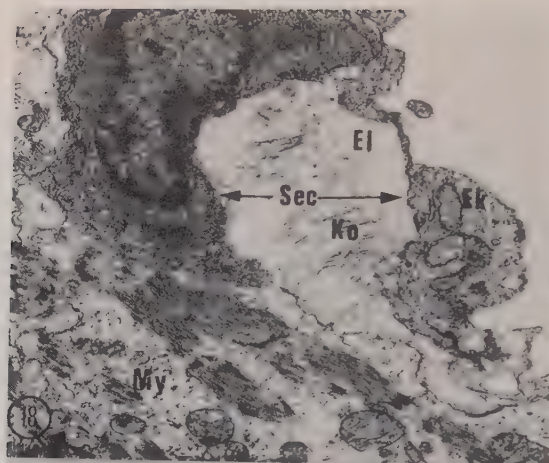


Abb.18: Goldorfe, Atrium.

Fibrozyt im Subendokardialraum (Sec),
Endokardzelle (Ek);
Fibrozyt (F);
Kollagenfasern (Ko);
Elastinfasern (El);
Myokardzelle (My).
Vergr. 13 900 x

Abb.19: Goldorfe, Atrium.

Neutrophile Granulozyten (Gr) zwischen zwei
Endokardzellen (Ek);
Lysosomen (Ly);
Subendokardialraum (Sec).
Vergr. 8 400 x

Abb.20: Goldorfe, Atrium.

Zapfenartige Verankerung eines Granulozyten (Gr)
im Endokard;
Endokardzelle (Ek) mit Weibel-Palade-bodies (↑);
Herzlumen (Hl);
Myokard (My);
Subendokardialraum (Sec).
Vergr. 8 400 x

fenartige Verzahnung einer Zelle aus dem Blutstrom in der endothelialen Deckzelle gefunden (Abb.20). Als nächste Stufe zeigte sich die Einschließung des Granulozyten in die Endokardzelle (Abb.21). In einigen Fällen schien zum Subendokard hin eine Lysis beider Zellmembranen stattzufinden. Schließlich werden dann diese Zellen - sie zeichnen sich lediglich durch einen höheren Gehalt an Einschlüssen aus - als frei im Blutstrom im Subendokardialraum liegend gefunden. Sie können sich dabei sehr eng an das Plasmalemm der Myokardzelle anlegen. Ihr Körper weist immer noch Zytoplasmafortsätze sowie manchmal einen angedeuteten Fuß auf (Abb.22). In ihrem Zytoplasma sind vereinzelt Lysosomen zu erkennen.

2.3.2.2.3. Myokard

Die feinen Bälkchen des Vorhofgewebes bestehen vorwiegend aus Muskelzellen. Diese sind zylindrisch bis längsoval und besitzen sehr viel elektronendichtes Zytoplasma, in dem nur wenig Ribosomen liegen. Der rundliche Kern ist chromatinarm, ein Nucleolus ist nur selten zu beobachten.

Die zwei bis drei kurzen Myofibrillen lassen nur Z-I-A-Banden erkennen, die sich wie bei der Regenbogenforelle darstellen. Sie sind selten über mehrere Sarkomere zu verfolgen, sondern liegen meist nur bruchstückhaft in der Zellperipherie vor. Zentral um den Kern herum befinden sich die rundovalen Mitochondrien, die von einer starken Doppelmembran umgeben sind und dicke querverlaufende Cristae aufweisen. Das Zytoplasma enthält nur wenige kleine Vesikel oder Vakuolen.

Durch Disci intercalares auf Höhe der Z-Streifen können zwei Myofibrillen aneinandergrenzender Zellen der Länge nach verbunden werden. Andere Zellkontakte liegen in Form von Nexus vor.

Daneben findet man immer direkt unter dem Subendokard liegend große, rundovale Zellen mit kleinem oder etwas größerem Kern, der Chromatin fast ausschließlich unter der Membran

anreichert. Die Zellen zeichnen sich durch eine Vielzahl besonderer Granula aus, die im gesamten Zellkörper verteilt liegen. Sie entsprechen vollkommen den spezifischen Herzgranula mit Hof des Ventrikels der Regenbogenforelle. Diese Zellen besitzen auch kontraktile Elemente. Sie liegen einzeln oder zu mehreren nebeneinander, wobei die Zellgrenzen zwischen ihnen sehr eng verlaufen.

2.3.3. Ventriculum cordis

2.3.3.1. Lichtoptischer Überblick

Wie die meisten Teleostee besitzt auch die Goldorfe einen sackförmigen Ventrikel mit abgerundeter, unklarer Spitze. Er wird fast vollständig von den Herzohren des Atriums umgeben und liegt deutlich kaudal des Bulbus. Die starke Muskulatur ist typisch für viele Knochenfische: außen befindet sich eine feine kompakte Muskelschicht, auch Kortikalis genannt, während ihr Hauptanteil aus der an einen Schwamm erinnernden Spongiosa besteht. Beide Schichten unterscheiden sich in der Myokardzellanordnung sowie in der Blutversorgung. Die Ventrikelwand ist beträchtlich dicker als die des Atriums und zeigt im histologischen Schnitt nur ein sehr kleines Lumen. Die Dicke der deutlich abgetrennten äußeren, kompakten Muskelschicht ist unterschiedlich, an der Ventrikelspitze jedoch am stärksten, wo zwei Muskelschichten vorliegen. Peripher befindet sich eine dickere Anordnung sehr dicht zueinander liegender Myokardzellen, die gestreckt oder leicht wellenförmig verlaufen können. Sie liegen zirkulär zur Ventrikellängsachse. Genauso erstrecken sich die feinen Kapillargefäße, die aus dem Subepikard in das Muskelgewebe eintauchen. Die innere, kompakte Muskelschicht mit wenigen Kapillargefäßen verläuft stark wellenförmig, schräg oder V-förmig. Stellenweise scheint die gesamte Kortikalis nur aus sechs bis sieben Myokardzellschichten zu bestehen. Von hier zweigen, ohne einer bindegewebigen junctional region Raum zu lassen, die Trabekel der Spongiosa ab. Manchmal entsprin-

gen und inserieren die Bälkchen in der Kompakta, wobei sie komplexe Anastomosen und Verzweigungen bilden. Sie geben dem Ventrikel sein spongiöses Aussehen. Vor allem peripher kann die lockere Kammermuskulatur sehr dicht werden und nur selten unregelmäßige rundliche Freiräume für das die Bälkchen umspülende venöse Ventrikelblut lassen. Zum Zentrum hin werden die Spongiosatrabekel etwas feiner und nur noch von drei bis vier Zellen gebildet. Bündel, die im Schnitt schräg getroffen sind, liegen neben solchen mit Quer- oder Längsanschnitten, so daß eine dreidimensionale Trabekelverzweigung erkennbar ist, die sich zum Lumen hin auflichtet. Meist verlaufen sie gestreckt, nur selten S-förmig gewunden, und treffen sich dabei in spitzem Winkel.

Alle Myokardzellen sind mit sich über die ganze Zelllänge erstreckenden Myofibrillen vollgepackt, deren Myofilamente von querverlaufenden Z-Banden in gleichmäßige Sarkomere unterteilt werden. Der zentral liegende Kern stellt sich chromatinarm dar, wobei sich nur wenige Chromatinfasern unter dem Nukleolemm anordnen.

Vereinzelte liegen in der Kompakta Zellen, die keine Myofibrillen enthalten und stattdessen mit großen, dunklen Granula angefüllt sind (siehe elektronenmikroskopische Beschreibung: 2.3.3.2.3.).

Das alle Trabekel einschichtig überziehende Endokard besteht ausnahmslos aus flachen Zellen, die auf einem sehr feinen bindegewebigen Subendokard aufliegen. Die meisten Endokardzellen zeigen bei Semidünnschnitten im Zytoplasma zahlreiche, feine, dunkelblau-violette Granula neben dem großen, ovalen Kern.

Die Entfernung zwischen Atrioventrikulär- und Ventrikulobulbäröffnung ist relativ groß. Der Blutstrom kann hier fast einen halbkreisförmigen Weg beschreiben. Am Übergang zum Bulbus arteriosus befindet sich ein starkes Klappenpaar, dessen Gerüst rein bindegewebigen Ursprungs ist und vorwiegend aus elastischen Fasern unter peripheren Kollagenbündeln besteht. Im teilweise lockeren Bindegewebe der Basis liegen

zahlreiche kapilläre Blutgefäße. Hier werden auch die Querschnitte zweier Nervenplexus gefunden. Sie bestehen aus vier bis sechs Nerven, deren unregelmäßig runde Myelinscheide sich mit Toluidin und Safranin tiefblau darstellt. Zwischen ihnen befinden sich feine, an Vakuolen erinnernde, Axone unmyelinisierter Nerven. Auch Zellkerne von Schwann'schen Zellen, die die Myelinscheide bilden, werden darin angetroffen. In diesem Verband liegen auch Zellen, die neben einem großen Kern viele dunkle Vesikel aufweisen. Der gesamte Nervenstrang ist von einer bindegewebigen Hülle umschlossen. Die Klappen werden an ihrer Basis von kubischen, an den freien Rändern von flacheren, granulierten Endokardzellen überzogen, die einen großen, chromatinarmen Kern aufweisen. Nur an der Klappenbasis ist eine enge Anlagerung von Blutzellen, hauptsächlich Makrophagen und eosinophilen Granulozyten, zu erkennen. Sie scheinen teilweise den Endothelzellen fest aufzusitzen.

2.3.3.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

2.3.3.2.1. Endokard

Die Endokardzellen sind sehr flach und überziehen die Muskeltrabekel allseits wie ein dünner Film. Ihre freie Oberfläche begrenzt das Herzlumen und bekommt dadurch mit den durchströmenden Blutzellen Kontakt. Das Zytoplasma der Endothelzellen ist sehr ribosomenarm und enthält einige kleine Mitochondrien, deren wenige Cristae das Organell der Länge nach durchziehen. In dem flachen, längsovalen Zellkern befindet sich das wenige Chromatin randständig. Neben einem kleinen Golgi-Apparat befinden sich noch viele kleinere membranumhüllte Vesikel im Zytoplasma, deren Inhalt homogen und optisch fast leer erscheint.

In sehr vielen, jedoch nicht in allen Endokardialzellen findet man eine große Anzahl von Granula, die wie bei der Regenbogenforelle rundlich, länglich oder spindelförmig sind. Sie können sich tiefschwarz darstellen oder auch nur mäßig elektronendicht erscheinen. Vor allem bei den dunkleren Granula ist eine feine Grenzmembran zu erkennen. Es befinden sich etwas mehr dunkle als helle Granula gleichmäßig im Zellkörper verteilt.

Stellenweise findet eine Anlagerung von Blutzellen, meist Makrophagen und eosinophile Granulozyten, an die Oberfläche der Endokardialzellen statt. Dies kann durch enge Aneinanderlagerung beider Zellmembranen geschehen, ohne daß sich besondere Zwischenzellkontakte bilden. In kurzen Abschnitten sind beide Zellmembranen nicht mehr klar zu erkennen.

2.3.3.2.2. Spongiosa

Die Myokardzellen in der ventrikulären Spongiosa sind sehr lang und leicht oval mit dem größten Querschnitt in der Mitte, wo sich der große Kern befindet. Er ist ebenfalls längs-oval mit einer primären inneren und sekundären äußeren Membran. Im Nukleoplasma können große, kontrastreiche und kleine, kontrastarme Granula klar unterschieden werden. Der runde Nukleolus besteht aus einer dichten Ansammlung kleiner Granula. Die glatte oder gewellte Kernmembran ist in kontrahierten Zellen, die sich durch verkürzte I-Bänder und verschwundene H- und M-Zonen auszeichnen, stark nach innen gefaltet.

Die 5-7 peripher angeordneten Myofibrillen verlaufen fast über die ganze Länge der Zelle parallel. Man kann Z-I-A-Banden, oft auch eine helle H-Zone erkennen. Die Z-Banden sind manchmal erweitert. Die feinen Eiweißfilamente der Muskelfibrillen liegen exakt parallel zueinander und sind nur manch-

mal auf Höhe der Z-Banden von quer verlaufenden Disci intercalares unterbrochen.

Ein sarkoplasmatisches Retikulum ist gut ausgebildet; meist im Bereich der I-Banden finden sich Zisternenquerschnitte von längsovaler Form mit dunkler äußerer Membran, an deren Innenseite helleres, körniges Material zu liegen kommt. In der Mitte des Sarkomers sind häufig längsverlaufende längere Tubulusanschnitte vergleichbarer Struktur zu finden. Sie befinden sich auch manchmal im Zentrum einer Myofibrille und drängen die dort liegenden Filamente leicht zur Seite.

Die Mitochondrien können sowohl in der Peripherie als auch kernnah liegen, wo sie etwas größer sind. Sie besitzen eine äußere Membran, von deren innerer Lamelle sich Cristae in eine körnige Matrix hinein erheben. Sie verlaufen immer quer. Ein Golgi-Apparat ist fast immer zu erkennen. Viele freie Ribosomen sowie Anhäufungen von Glykogen können unterschieden werden. Auch spezifische Herzgranula mit Hof werden angetroffen. Das Grundzytoplasma füllt die Lücken zwischen den beschriebenen Zellstrukturen aus und dringt manchmal zwischen die Muskelfibrillen ein. Seine polymorphen Körperchen sind rund bis polygonal und liegen meist in kleinen Gruppen. Unter dem Plasmalemm können manchmal schmale Anhäufungen sehr elektronendichten Materials beobachtet werden, die dem der Z-Banden sehr gleichen.

Die Membranen zweier benachbarter Zellen verlaufen annähernd parallel, doch sind auch unregelmäßige Erweiterungen mit wenig hellem, amorphem Material dazwischen zu finden. Desmosomen mit einem dichten Filamentsaum und Nexus bilden die häufigsten Zellkontakte.

Teilweise zeichnen sich die Myokardzellen durch sehr viele Mitochondrien aus, die durchwegs vakuolenhaltig sind. Die Vakuole kann dabei von einer Seite ausgehen oder im Zentrum des Organells liegen. Die Cristae sind nur am Ansatz vorhanden, aber immer noch aus deutlichen feinen Membranen bestehend. Vereinzelt sind die Vakuolen von einer feinen, dunklen Grenzmembran umgeben, in jedem Fall aber optisch leer.

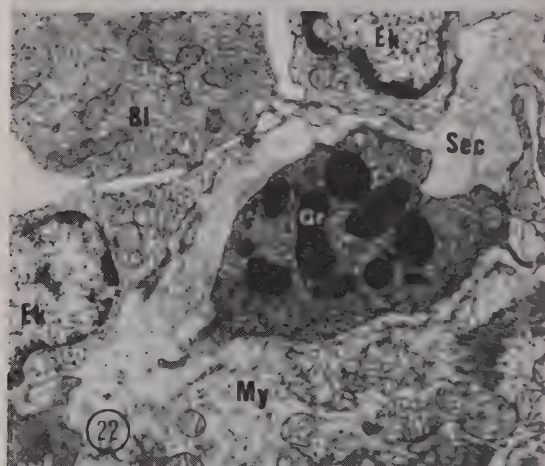
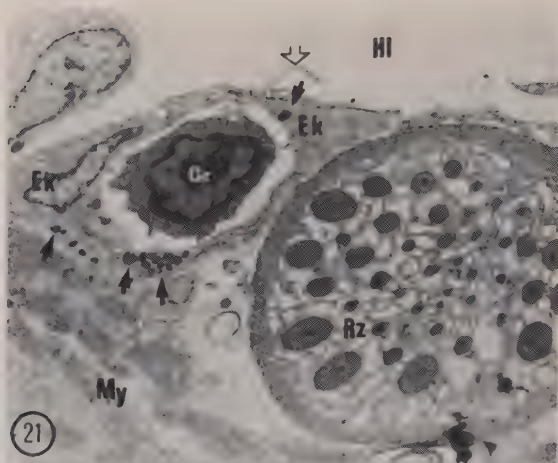


Abb.21: Goldorfe, Atrium.

Granulozyt (Gr) von Endokardzellen (Ek) mit
Weibel-Palade-bodies (↑) umschlossen;
Endokardzellausläufer (↘);
Herzlumen (Hl);
Myokard (My);
Rodletzelle (RZ).
Vergr. 8 400 x

Abb.22: Goldorfe, Atrium.

Granulozyt (Gr) im Subendokardialraum (Sec)
liegend;
Endokardzellen (Ek);
Myokard (My).
Eine weitere Blutzelle (Bl) heftet sich mit
ihren Ausläufern an die Endokardoberfläche an
(sticking-Effekt).
Vergr. 13 900 x

Abb.23: Goldorfe, Ventrikelkompakta.

"Helle" (Myh) und "dunkle" (Myd) Myokardzellen;
eine Zelle mit großen Granula (GR);
eine Zelle mit kleinen Granula (gr).
Vergr. 5 040 x

2.3.3.2.3. Kompakta

Die Kompakta des Ventrikels besteht aus einer dreidimensionalen Vernetzung heller, zytoplasmareicher und dunkler, zytoplasmaarmer Zellen, die mit Organellen vollgepackt zu sein scheinen. Beide Zellarten besitzen einen länglichen, manchmal auch bizarr gefalteten Kern mit randständigem Chromatin und mehreren Chromatinschollen im Kernplasma. Fast immer ist ein deutlicher runder Nukleolus zu sehen.

1. Bei den dunklen Myokardzellen, in denen sich die verschiedenen Organellen dicht aneinander drängen, wird der Kern zum größten Teil von einer sehr großen Ansammlung sehr eng gepackter Mitochondrien umschlossen, die so der Zelle ein blasiges Aussehen geben (Abb.23). Die Mitochondrien sind durch ihre enge Nachbarschaft zueinander nicht mehr rund im Querschnitt, sondern polygonal und bienenwabentarig zueinander angeordnet. Sie besitzen eine deutliche Doppelmembran. Die Cristae erscheinen dunkel, die Matrix hell mit leicht körniger Struktur. Lange Myofibrillen mit deutlichen Z-I-A-Banden und H-Zonen beherrschen das Zellbild. Sie liegen peripher und parallel zueinander. Kernnah sind vereinzelt parallele Membranfragmente zu beobachten, die einen Golgi-Apparat darstellen könnten. Das Zytoplasma ist reich an freien Ribosomen.
2. Daneben befinden sich in wahlloser Zuordnung helle Myokardzellen, die nur wenige, einzeln liegende Mitochondrien von rundem Querschnitt besitzen. Deren querverlaufende Cristae erscheinen hell und heben sich klar von der dunklen, elektronendichten Matrix ab. Die Myofibrillen sind ebenfalls peripher angeordnet, weisen jedoch meist keine H-Zone auf. Das Zellbild wird von reichlich feinkörnigem Zytoplasma beherrscht, das ribosomenarm ist. Gelegentlich befinden sich, wie bei der Regenbogenforelle, mäßig elektronendichte Fetttröpfchen in der Zellgrundsubstanz.

Zwischen beiden Zelltypen bestehen enge Kontakte durch wenige Desmosomen oder meist Fasciae adhaerentes. Die Myofibrillen zweier angrenzender, dunkler Myokardzellen können auf Höhe der Z-Bande über einen Discus intercalaris verbunden sein, der auch die Zytolemmata einschließt.

Eine große Anzahl von kleinen Glykogenschollen ist zwischen den Mitochondrien der dunklen Zellen zu finden. Bisweilen fallen auch peripher gelegene, sehr lange Mitochondrien auf, die parallel zu den Myofibrillen verlaufen, genauso lang, aber viel schmaler als diese sind. Die Innenstruktur der Mitochondrien besteht aus querverlaufenden, dunklen Cristae in heller Matrix und entspricht damit der der anderen Mitochondrien dieses Zelltyps.

Im gesamten Kompaktgewebe scheint keine der beiden Zellarten zu überwiegen. Daneben fällt meist zwischen dunklen Myokardzelltypen eine weitere Zellart auf: die Granulazelle.

Sie erscheint ebenfalls in zwei Formen:

1. Zelle mit großen Granula (Abb.24): Sie hat eine fast runde äußere Form, kann jedoch auch mehreckig erscheinen. Der große Kern entspricht der Zellform und weist Chromatinschollen verschiedener Größe auf. Das homogene dunkle Zytoplasma wird von großen, kugeligen, sehr elektronendichten Granula überlagert, deren Durchmesser durchschnittlich $96\text{ }\mu\text{m}$ beträgt. Eine Membranhülle ist nicht feststellbar. Daneben liegen kleine runde Mitochondrienquerschnitte mit unklarer Innenstruktur. Kernnah befindet sich ein gut ausgeprägter Golgi-Apparat aus 4-6 parallelen Membranstapeln.
2. Zelle mit kleinen Granula (Abb.25): Diese Zellart weist meist eine mehr längliche bis pyramidenförmige äußere Gestalt auf und liegt öfter zwischen hellen Myokardzellen, die im Durchmesser circa $0,3\text{ }\mu\text{m}$ messen. Das Zytoplasma ist heller und wird von einer großen Anzahl durchwegs kleinerer Granula beherrscht. Diese sind mäßig bis stark elektronendicht und von kugelförmiger Form mit unklarer äußerer Abgrenzung. Im Zytoplasma befinden sich ebenfalls nur wenige Mitochondrien mit rundlichem Querschnitt, aber

helleren Cristae in hellerer Matrix. Es fällt eine Vielzahl kleiner, membranumhüllter Vesikel auf. In der näheren Umgebung des Kerns befinden sich 2-3 deutliche Golgi-Apparate mit kugelförmigen Membranabschnürungen an beiden freien Enden des Organells.

Im gesamten Gewebe, vermehrt aber zum Bulbus hin, befinden sich Kapillargefäße. Die Grenze zum Bulbus verläuft nicht scharf. Es sind aus dem Bulbusgewebe kommend Bindegewebsfasern zu erkennen, die zwischen die Myokardzellen eindringen und manchmal mit deren Plasmalemma Kontakt aufnehmen. In kleinen Interzellularräumen können sich Kollagenfasern drängen. Dieses Gebiet ist reichlich durch haarfeine Gefäße vaskularisiert.

2.3.3.2.4. Epikard

Die Epikardzellen liegen am Ventrikel einschichtig. Ihr Kern ist sehr unregelmäßig geformt mit mäßigem Chromatingehalt hauptsächlich an der Randzone. Die flachen Zellen werden nur vom Kern in den Perikardialraum vorgewölbt. Der Kern erscheint größer, auch die Plasmafortsätze dicker als im Endokard. Nur vereinzelt sind kleine, runde Mitochondrien sichtbar. Die Kontakte zwischen Nachbarzellen sind desmosomenähnlich.

Diese einlagige, äußerste Zellschicht des Herzens bedeckt vollständig und lückenlos den schmalen Subepikardialraum, der von elastischem Bindegewebe ausgefüllt wird und nahtlos in den Interzellularraum der darunterliegenden Myokardzellen übergeht.

2.3.4. Bulboventrikulärklappe

2.3.4.1. Endokard

Das Endokard der Bulbo-Ventrikulärklappe wird teils aus kubischen, teils aus sich brotlaibförmig ins Herzlumen vorwölbenden Zellen gebildet. Das Plasmalemm verläuft nicht geradlinig, sondern begrenzt lumenseitig auch viele pseudopodienartige, feine Zytoplasmafortsätze. Der je nach der Zellform runde bis flache Kern ist von einem Nukleolemm umzogen, unter dessen Rand sich nur wenig Chromatin ansammelt. Im mäßig Ribosomen enthaltenden Zytoplasma fallen kleine, runde, sich schwarz darstellende Einschlüsse auf, die von einer feinen Grenzmembran umgeben sind. Der kapilläre Subendokardialraum weist nur in unregelmäßigen Abständen wenige Erweiterungen auf und ist vor allem mit Elastinfasern angefüllt.

Auffallend ist eine teilweise sehr enge Anlagerung von Blutzellen aus dem Blutstrom des Herzlumens an die Endokardzellen der freien Herzklappenränder (Abb.26). Zum größten Teil bestehen sie aus Makrophagen, deren Zytoplasma mit Lysosomen und vesikulären Vakuolen vollgepackt ist, und neutrophilen Granulozyten. Diese Zellen können kleine fingerhäkchenartige Ausläufer bilden und mit denen der Endokardzellen Kontakt aufnehmen. Die Blutzellen können aber auch flächenhaft am Plasmalemm der darunterliegenden anliegen. Sie drängen sich dabei stellenweise so eng aneinander, daß sie sich an den Seiten gegeneinander begrenzen und nur die Seite zum Lumen hin frei ist. An wenigen Zellen ist auch eine Auflösung ihres Plasmalemm und des der darunterliegenden Endothelzellmembran zu beobachten, so daß es zu einer Verschmelzung der beiden Zellen kommt.

Die flacheren Endokardzellen befinden sich im allgemeinen am Herzklappenansatz, können aber auch vereinzelt zwischen den kubischen erscheinen. Sie treten mit den Blutzellen kaum in Verbindung. Kontakte zwischen den Endokardzellen liegen meist in Form kleiner Nexus vor.

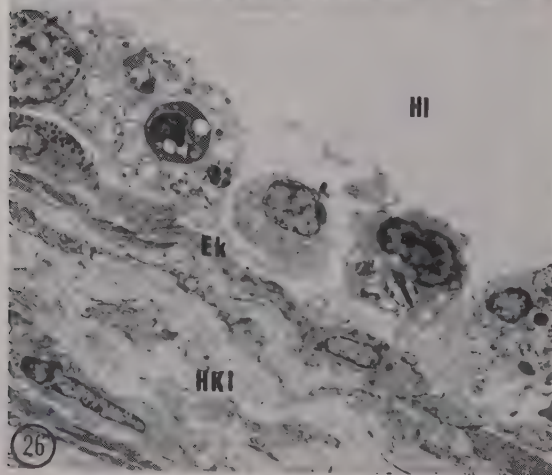
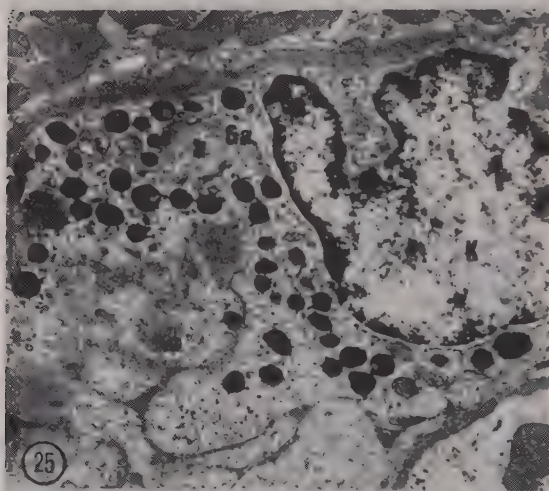
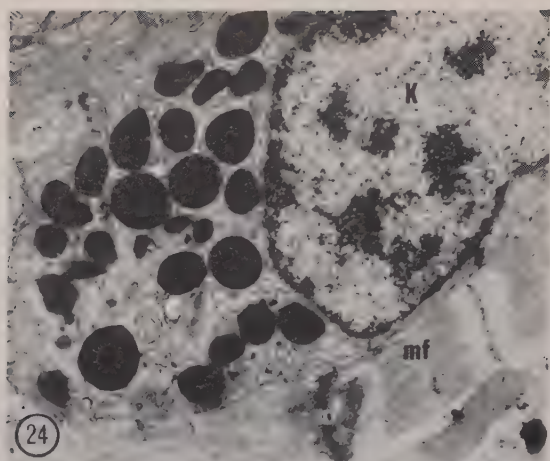


Abb.24: Goldorfe, Ventrikelkompakta.

Ausschnittvergrößerung aus Abb.23;
Granulazelle mit großen Granula, die sich gleichmäßig elektronendicht darstellen;
Zellkern (K);
Myofibrille (mf);
Disci intercalares(ID).
Vergr. 13 900 x

Abb.25: Goldorfe, Ventrikelkompakta.

Ausschnittvergrößerung aus Abb.23;
Granulazelle mit kleinen homogen elektronendichten Granula, die sich gleichmäßig über das Zytoplasma verteilen;
Zellkern (K);
Golgi-Apparat (Ga);
Vergr. 13 900 x

Abb.26: Goldorfe, Herzklappe.

Anlagerung von Blutzellen an den endokardialen Überzug der Herzklappe;
Herzlumen (Hl);
Endokard (Ek);
bindegewebiger Herzklappenkörper (HKl).
Vergr. 3 800 x

2.3.4.2. Klappenkörper

Die ganzseitig von Endokard überzogene Herzklappe besteht nur aus Bindegewebe. Es herrscht eine strenge Längsanordnung der Fibrozyten, bezogen auf den Klappenverlauf, vor (Abb.26). Sie sind sehr lang und schmal und besitzen eine sehr bizarre Kontur. In dem elektronendichten Zytoplasma liegt zentral ein längsovaler Kern, der reichlich Chromatin unter seiner Membran anlagert. Die Zelldichte ist im Bereich des Klappenrandes am größten, zentral befinden sich nur noch sehr wenige Bindegewebszellen. Hier besteht die Masse des Gewebes aus einer Vielzahl elastischer Fasern, während zum freien Klappenrand der Anteil der Kollagenfasern stetig zunimmt. Sie können peripher eine dicke Schicht bilden und wie ein Polster für die darüberliegenden Endokardzellen wirken!

Myokardnah, im Bereich des Klappenansatzes, verlaufen im sehr lockeren Bindegewebe zahlreiche kapilläre Gefäße. Daneben sind auch vereinzelte Nervenstränge zu finden. Sie bestehen aus einem Zusammenschluß myelinisierter und nicht myelinisierter Nerven sowie granulierter Zellen. Diese neuroendokrinen, vielleicht paraganglionären Zellen sind rund mit hellem Kern und Zytoplasma und zeichnen sich durch eine Vielzahl kleiner Granula aus, welche im Zentrum sehr elektronendicht sind und einen ungleichmäßig schmalen, helleren Halo aufweisen (Abb.27). Die sich sehr dunkel darstellenden Schwann'schen Scheiden der myelinisierten Nerven werden von Schwann'schen Zellen gebildet, die den Nerv wie ein Mantel umkleiden (Abb.28). Sie sind sehr flach und ringförmig und besitzen helles Zytoplasma. Bei höherer Vergrößerung sind im Inneren der Markscheide sehr feine, kurze Filamente zu erkennen, die im Schrägschnitt wie dunkle Vesikel aussehen. Sie liegen in einer sehr elektronendichten Matrix.

Die unmyelinisierten Nerven werden von einer dicken Membran, umgeben. Sie sind im Querschnitt rund bis oval. Im Inneren lassen sich feinste Filamente sowie unterschiedlich große Vesikel ausmachen, die dunklen, mäßig elektronendichten oder hellen Inhalt aufweisen. Stellenweise liegen auch residual bodies vor. Zwischen den verschiedenen Nexus befinden sich Kollagenfaserbündel.

2.3.5. Bulbus arteriosus

2.3.5.1. Lichtoptischer Überblick

Der Ventrikel mündet mit dem Ostium arteriosum in den Bulbus arteriosus, den vordersten zwiebel förmigen Herzabschnitt. Er geht, nachdem er sich nach kranial verjüngt hat, dort nach einer leichten Umfangsvermehrung in den Truncus arteriosus über. Dieser stellt die in der Perikardhöhle liegende Erweiterung der Ventralaorta dar. Diese letzte Herzkammer besitzt eine dicke, bindegewebige Wand, in die nur glatte Muskelzellen eingelagert sind. Man kann eine äußere, kompakte Schicht sowie eine innere, trabekuläre Schicht aus sehr reich verzweigten, feinen Gewebebälkchen unterscheiden. Die äußerste Bulbusschicht besteht aus einer sehr dünnen Lage mäßig starker Kollagenbündel, die sich in der Masson-Trichrom-Darstellung rotviolett färben. Die Kompakta besteht aus zirkulär zur Längsachse verlaufenden, dicht aneinander liegenden, glatten Muskelzellen, die in relativ wenig Bindegewebe eingebettet sind. Konvergierend zum Lumen spalten sich viele feine Muskeltrabekel ab, deren Gehalt an elastischem Fasergewebe jetzt zunimmt und lumennah überwiegt. Sie nehmen untereinander Kontakt auf und bilden dadurch ein dichtes Gewebsnetz, das allseits blutumspült ist. Das eigentliche Bulbuslumen ist nur sehr schmal.

Die meist kubischen Endokardzellen besitzen einen großen, runden Kern. Sie zeichnen sich durch einen großen Gehalt an feinen Granula aus.

2.3.5.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

2.3.5.2.1. Endokard

Die Endokardzellen des Bulbus sind meistens kubisch und fast ausschließlich von einem ebenso geformten Kern ausgefüllt, der nur wenig randständiges Chromatin enthält. Die Zellen zeichnen sich durch eine nur lumenseitig des Kerns liegende Reihe kleiner Granula aus. Diese sind rund und stellen sich sehr elektronendicht mit einer feinen Grenzmembran dar. Manchmal können die Zellen aber auch flach sein, wobei sich der Kern entweder ins Lumen vorwölbt oder sich in das darunterliegende Bulbusgewebe einsenken kann. Auch hier liegt eine Kette runder Granula lumenseitig.

2.3.5.2.2. Bulbuswand

Die Hauptmasse der Bulbuswand wird von elastischen Fasern gebildet, die manchmal eine dichte, filzartige Masse bilden. Dann wieder formen die Fasern unregelmäßige, kleine Bündel, die durch optisch leere Freiräume ziehen. Stellenweise verlaufen kurze Bündel auch parallel linear angeordnet und erscheinen dann wie die Zähne eines Kammes.

Fibrozyten werden am häufigsten angetroffen. Sie sind durchwegs lang und schmal mit unregelmäßigen Konturen. Die Form des großen, zentral gelegenen Kerns entspricht der der Zelle. Die Kernsubstanz stellt sich etwas heller dar, wobei sich Chromatin unter dem Nukleolemm ansammelt. Ein Nukleolus ist nie zu unterscheiden. Das Zytoplasma weist einen mäßigen Gehalt von Ribosomen auf und läßt einige schmale Bezirke erkennen, die nicht von Zytoplasma ausgefüllt sind und optisch leer erscheinen. Ein Golgi-Apparat oder Mitochondrien sind nie zu erkennen.

Die Bindegewebszellen verlaufen in großen Zügen, wobei sie sich parallel zu ihrer Längsachse anordnen, ohne sich dabei

gegenseitig zu berühren. Daneben liegen Bereiche, in denen eine entsprechende Anzahl von Zellen quer getroffen ist, so daß man eine dreidimensionale Anordnung annehmen kann.

Vereinzelte findet man auch längsovale Fibrozyten mit sehr bizarr verlaufender Zellmembran. Der sehr chromatinreiche Kern ist ebenso geformt. Unter seinem Nukleolemm befindet sich ein Saum dunkler Granula. Der Rest der Zelle wird von wenig, gleichmäßig dunkel gekörntem Zytoplasma gebildet. Zum Bulbusrand hin trifft man auf immer größere Ansammlungen von halbkreis- oder wellenförmig angeordneten Kollagenfasern. Sie schließen die Fibrozyten eng ein, die dann ebenfalls wellenartig gekrümmt sind. Stellenweise trifft man auch lediglich auf 1-2 kurze Kollagenfaseranschnitte.

Mehr zum Bulbuszentrum hin findet man vereinzelt Gruppen von 5-7 streng parallel angeordneten, nadelförmigen Fibrozyten (Abb.29). Sie sind doppelt so lang wie die vorher beschriebenen, aber wesentlich schmaler mit zwei sehr spitzen Enden. Zwischen ihnen befinden sich nur schmale Schichten elastischen Fasergewebes. Ihre Zellwand ist sehr dick und elektromendicht. Das helle Zytoplasma ist vollgepackt mit Peroxysoomen, die immer von einer Doppelmembran umgeben sind und deren Inhalt mäßig elektronendicht sein kann oder der Struktur des Zytoplasmas gleicht. Der schmale Kern nimmt ein Viertel bis ein Fünftel des Zellinnenraumes in Anspruch. Ein Großteil des restlichen Zellinhalts besteht aus oft sehr langen Schläuchen rauhen endoplasmatischen Retikulums, das auch die Peroxysomen umkleidet, aber meist in geraden Stapeln verläuft. Daneben befinden sich in der Zelle auch 2-3 Lysosomen, die sich durch dunklen, körnigen Inhalt in heller, homogener Grundsubstanz auszeichnen. Im Zytoplasma ist schließlich noch eine Vielzahl kleinster Vakuolen zu erkennen.

Vereinzelte trifft man auf Zusammenschlüsse von runden oder rundovalen "Granulazellen" (Abb.30). Sie gleichen völlig denen der Regenbogenforelle. Diese Zellaggregate bestehen durchschnittlich aus fünf Zellen. Manchmal sind jedoch 1-2 dünne Ausläufer vorhanden, die in eine andere Ebene streben.

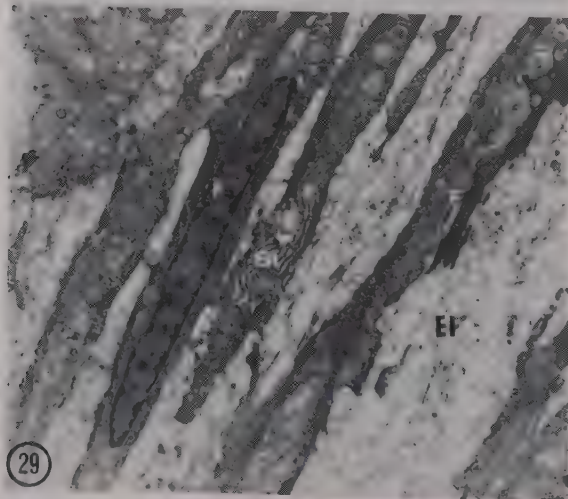
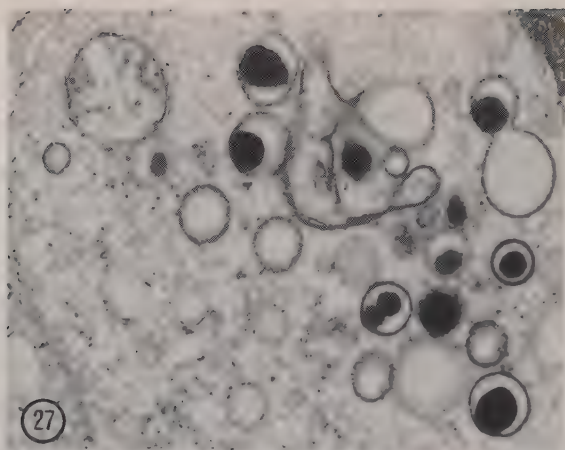


Abb.27: Goldorfe, Herzklappenbasis.

Ausschnitt aus einer Ganglionzelle mit
Vesikeln unterschiedlichen Inhalts;
Vergr. 36 800 x

Abb.28: Goldorfe, Herzklappenbasis.

Anschnitt eines gemischten Nervenplexus;
unmyelinisierte Axone (uA);
myelinisierte Axone (mA);
Schwann'sche Zellen (SZ).
Vergr. 3 800 x

Abb.29: Goldorfe, Bulbus arteriosus.

"Nadelförmige" Fibrozyten (F) im elastischen
Bindegewebe (El);
Endoplasmatisches Retikulum (ER).
Vergr. 8 400 x

Das Gebiet, in dem sich diese Zellverbände befinden, ist immer sehr faserarm. Die Zellmembranen verlaufen sehr eng nebeneinander und besitzen viele Kontaktstellen. Nur einige Fibrozyten befinden sich in der Nähe.

2.3.6. Rodletzellen

2.3.6.1. Lichtoptische Untersuchungen

Im Bereich des Endokards von Bulbus arteriosus sowie der Spongiosa des Ventrikels, vor allem aber an den Trabekeln des Atriums, fallen die regelmäßig geformten Rodletzellen auf. Sie sind im Querschnitt rund, längs- oder queroval im Längsschnitt und zeichnen sich durch eine dicke Zellwand aus, die sich in H.-E.-Färbung allerdings nur schwach darstellt. Dagegen läßt die Masson-Trichrom-Färbung ein deutliches blaugraues Plasmalemm erkennen, während durch die Van-Gieson-Färbung die typische Xantoprotein-Reaktion stattfindet: ein blaßgelbes Zytoplasma sowie eine dunkle Zellwand entstehen. Diese typischen Zellen können ganz unter dem Endokard liegen oder sich zwischen den Endothelzellen befinden und mit ihrer freien Oberfläche ins Herzlumen ragen. Vereinzelt sind sie auch frei im Atriumlumen zwischen den Blutzellen anzutreffen.

Gleichmäßig im Zytoplasma verteilt fallen dunkle Granula mit unklaren Umrissen im homogen hellen Zytoplasma auf. Wenn der rundliche Zellkern in der Schnittebene getroffen ist, befindet er sich auf der dem Herzlumen gegenüberliegenden Seite. Im Semidünnschnitt nach Toluidinblau-Safraninrot-Färbung ist oft eine Verdickung der homogenen Zellwand auf der dem Blutstrom zugewandten Seite zu unterscheiden. Sie wird als Zellapex, die Seite als apikal benannt. Die im Zytoplasma liegenden Granula lassen sich im Längsschnitt als dunkle, zarte Stäbchen oder Keulen ausmachen, die manchmal schattenhaft von einer helleren Substanz umgeben sind. Jedoch ist dieses Material auch ohne zentralen stäbchenförmigen Inhalt vorhanden.

Diese Stäbchen, denen die Zellart den deutschen Namen Stäbchen(drüsen)zelle zu verdanken hat, scheinen alle von einem unter dem Apex liegenden Punkt auszugehen und zur Zellbasis hin zu divergieren. Hier werden sie auch etwas dicker, keulenförmig, und können den basal befindlichen, runden oder ovalen Zellkern überlagern, der sich chromatinarm darstellt. Das Zytoplasma erscheint gleichmäßig hell ohne größere, granuläre oder vakuoläre Einschlüsse.

2.3.6.2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

Die Rodletzellen können vollständig von Subendokard umgeben sein oder sich mit ihrer Zellspitze durch die Endokardzellen durchzwängen und mit dem Apex frei ins Herzlumen reichen, wobei der Zellkörper aber immer noch im Subendokard verankert ist. Auffallend ist die dicke, sehr elektronendichte Zellwand, die bei kleiner Vergrößerung homogen aussieht. Bei stärkerer Vergrößerung zeigt sich, daß die Wand aus einer dichten Anordnung verschieden dicker und dünner, zirkulär verlaufender Filamente besteht. Manchmal sind auch Flecken osmiophilen Materials unter der äußeren Zellwand zu finden. Diese ist nicht glatt, sondern weist eine große Zahl feiner Härchen in regelmäßigen Abständen auf, die sich zum Teil als desmosomale Verbindungen zum umgebenden Gewebe darstellen. Streckenweise ist sie als Doppelmembran zu erkennen. Eine feine membranöse Grenzschicht liegt innen auf der Zellwand auf und grenzt sie somit deutlich vom Zellinneren ab.

Die großen ovoiden, im Querschnitt runden Zellen besitzen basal einen rundlichen, manchmal schüsselförmig eingedellten Kern mit viel randständigem und wenig zentralem Chromatin. Nur wenige Kernporen sind erkennbar.

Der Lumenanteil der Zelle enthält zahlreiche elektronendichte Vesikel und Tubuli im hier organellfreien, mäßig ribosomenreichen Zytoplasma. Hier wird auch die gürtelartige, fi-

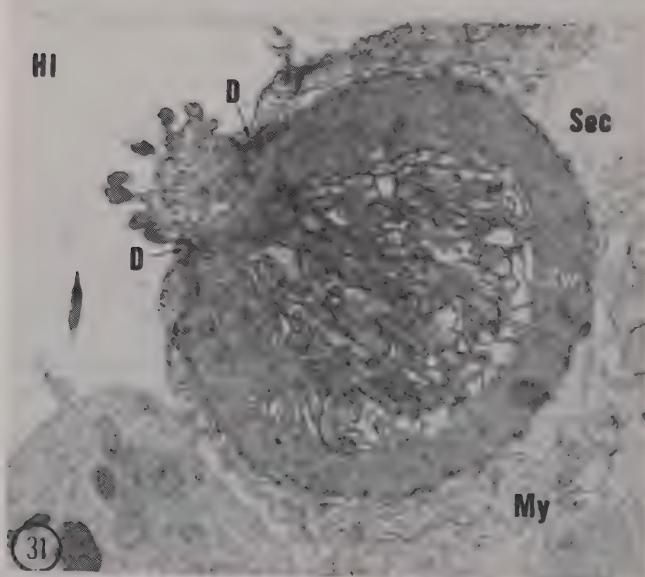
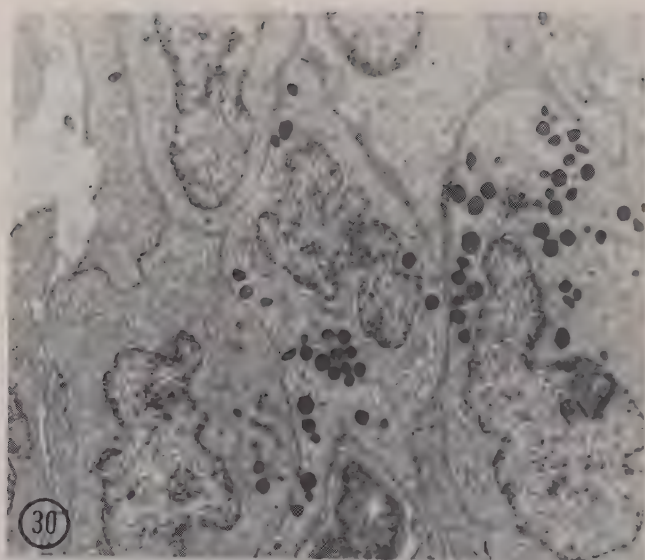


Abb.30: Goldorfe, Bulbus arteriosus.

Anhäufung von "Granulazellen" im

Bulbusgewebe.

Vergr. 8 400 x

Abb.31: Goldorfe, Atrium.

Rodletzelle mit kronenartiger Protrusion

im Subendokardialraum (Sec);

Desmosom (D);

dicke filamentartige Zellwand (Zw);

Myokard (My);

Herzlumen (Hl).

Vergr. 13 900 x

lamentöse Wand unterbrochen und von dem einfachen Plasmalemm abgelöst. Dieser als Apex bezeichnete Zellabschnitt kann zum Herzlumen hin eine kronenartige Protrusion des Zellplasmas mit fingerförmigen Auswüchsen bilden, die mit den benachbarten Endokardzellen mit mehreren Desmosomen verbunden sind (Abb.31). Ihr Inhalt besteht dann nur noch aus zahlreichen schmalen, länglichen Mitochondrien.

Im gesamten Zellplasma fallen unterschiedlich große Vakuolen auf. In diesen liegen keulenförmige Organellen. Ihre axialen, gegen den apikalen Zellpol hin konvergierenden, sehr elektronendichten Stäbchen werden an der Basis von einem ovalen, feingranulierten, membranbegrenzten Hof umgeben. Sie und die Annahme, daß diese Organellen aus der Zelle ausgestoßen werden, haben dem Zelltyp die deutsche Bezeichnung Stäbchendrüsenzelle gegeben. Zwischen den spezifischen, kolbenförmigen Organellen sind schmale, schlauchförmige Organellen angehäuft, die sich auf Grund ihrer Innenstruktur als Mitochondrien erweisen. Ihre Innenmembranen formen Cristae und Tubuli und lassen sie somit dem Mischtyp zuordnen. Supranukleär ist manchmal ein kräftiger Golgi-Apparat zu erkennen, der aus einigen parallelen Membranen mit randständigen hellen Vesikeln besteht. Vereinzelt sind dilatierte Zisternen von rauhem endoplasmatischem Retikulum auszumachen, die mit flockigem, elektronenlichtem Material gefüllt sind. Freie Ribosomen kumulieren entlang des inneren Plasmasaums der Zelle und in der Kernumgebung.

3. Zellvermessung

An jeweils 100 Zellen von vier Regenbogenforellen und vier Goldorfen wurden Myokardzellquerschnitte der Kompakta im Ventrikel vermessen (Tab.1). Als Meßgrößen galten Umfang und Fläche von Zellkern und Zellkörper, aus denen dann der Formfaktor sowie die Kern-Plasma-Relation errechnet wurden.

Bei dem paarweisen Vergleich der Daten von Fischen entsprechender Größe und Gewichts (Tab.2) ergab sich für Umfang und Fläche des Zellkörpers in keinem Fall eine Übereinstimmung, d.h. sie wiesen einen signifikanten Unterschied mit $p \leq 0,05$ auf. Umfang und Fläche des Kerns stimmten nur bei einem bzw. zwei Paaren nicht überein, so daß die Werte beider Fischarten hier eher vergleichbar sind.

Dagegen war der Unterschied im Formfaktor des Zellplasmas nur bei einem, der des Zellkerns bei zwei Vergleichspaaren nicht signifikant.

Für die Kern-Plasma-Relation wurde bei 300 von 400 Zellpaaren keine Übereinstimmung der Größenverhältnisse errechnet.

Jeder Wert der jeweils vier gegenüberstehenden Zahlenpaare der Tabelle 2 ergibt sich aus dem Mittelwert von 100 gemessenen Zellen.

Tabelle 1:

Fisch Nr.	Regenbogenforelle		Goldorfe	
	Körperlänge	Körpergewicht	Körperlänge	Körpergewicht
I	9,5 cm	8,0 g	10,5 cm	11,5 g
II	12,0 cm	15,0 g	11,5 cm	15,5 g
III	26,0 cm	230,0 g	25,0 cm	230,0 g
IV	33,0 cm	470,0 g	33,0 cm	510,0 g

Tabelle 2: Meßergebnisse zum Vergleich von Zellkern- und Zellplasmaparametern in Myokardzellquerschnitten von Goldorfe und Regenbogenforelle

Prüfgrößen	Fisch Nr.	Forelle	Vergleich	Goldorfe
Kern				
Umfang in μm	I	13,94	ns	14,66
	II	17,85	s	12,76
	III	19,53	ns	18,66
	IV	16,64	ns	19,58
Fläche in μm^2	I	12,78	ns	14,19
	II	19,54	s	11,06
	III	20,83	ns	20,27
	IV	15,75	s	26,25
Formfaktor	I	0,78	ns	0,79
	II	0,76	s	0,81
	III	0,68	s	0,74
	IV	0,70	ns	0,85
Plasma				
Umfang in μm	I	34,90	s	41,22
	II	41,58	s	33,03
	III	56,99	s	44,29
	IV	37,60	s	49,13
Fläche in μm^2	I	62,49	s	92,26
	II	94,63	s	63,50
	III	146,03	s	92,91
	IV	73,43	s	138,00
Formfaktor	I	0,65	s	0,72
	II	0,70	ns	0,74
	III	0,60	s	0,68
	IV	0,67	s	0,72
Kern-Plasma-Relation	I	0,21	s	0,15
	II	0,22	s	0,18
	III	0,18	s	0,23
	IV	0,22	ns	0,21

ns: Unterschied ist nicht signifikant

s : Unterschied ist signifikant mit $p \leq 0,05$

V. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE UND DISKUSSION

1. Grundstruktur

Das Herz ist das Zentralorgan des Blutgefäßsystems, das nach Art einer Druck- und Saugpumpe durch rhythmische Kontraktionen das Blut in einem geschlossenen Röhrensystem, dem Blutgefäßsystem, in Bewegung hält.

Es besteht bei Goldorfe und Regenbogenforelle gleichermaßen aus vier hintereinandergeschalteten Herzkammern, die nacheinander von rein venösem Blut durchflossen werden. Es sind dies der Sinus venosus, das Atrium cordis, das Ventriculum cordis und der Bulbus arteriosus. Um einen unidirektionalen Blutstrom während eines Herzzyklus zu garantieren, sind paarige Herzklappen zwischen den einzelnen Herzabschnitten angeordnet. Es handelt sich dabei um die Sinoatrialklappen, Atrioventrikulärklappen und Bulboventrikulärklappen. Entgegen den Beobachtungen von PARSONS (1929), der bei Salmoniden zwei zusätzliche Klappenreihen im Verlauf des Bulbus arteriosus fand, sind solche weder bei der Regenbogenforelle noch bei der Goldorfe anzutreffen.

Wie bei allen anderen Fischen besteht auch das Herz der untersuchten Arten aus drei Schichten: Die innere Oberfläche wird von einer lückenlosen Lage Endokardzellen gebildet, die auf einem dünnen Bindegewebsspolster, dem Subendokard, liegen. Die Hauptmasse des Herzens wird vom Myokard dargestellt, das im Sinus venosus, Atrium und Ventrikel aus quergestreiften Muskelzellen besteht. Im Bulbus arteriosus ist diese Schicht jedoch rein bindegewebig und darf somit bei genauer Betrachtung nicht als Myokard bezeichnet werden. Den äußeren Überzug bildet das einschichtige Epikard, dessen Zellen auf einem wechselnd dicken Bindegewebsspolster, dem Subepikard, liegen.

2. Endokard

2.1. Endokardiale Granula

Kleine, osmiophile, runde bis ovale Granula werden in den Endokardzellen aller drei elektronenmikroskopisch untersuchten Herzabschnitte bei Goldorfe und Regenbogenforelle gefunden. Ähnliche Einschlüsse wurden erstmals 1964 von WEIBEL und PALADE (1964) in Endokardzellen von Mensch, Ratte und *Amblyostoma punctatum* gefunden, wo sie als "rod-shaped bodies" bezeichnet werden. BURRI und WEIBEL (1968) vermuteten in entsprechenden Granula der Rattenaorta eine prokoagulative Substanz. Bei *Oryzias latipes* wurden elektronendichte tubuläre Strukturen im gesamten Endokard beschrieben (LEMANSKI et al., 1975). Da in diesen Zellen zugleich eine hohe Proteinsynthese nachgewiesen wird, könnte ein Zusammenhang mit den endothelialen Granula bestehen.

Von zwei der vier verschiedenen Granula in Endokardzellen von *Lebistes reticulatus* P. nahm NOWGORODZKA-ZAGORSKA (1970) an, daß es sich um Lysosomen handelt. Sie ging davon aus, daß bestimmte Proteine in der Nachbarschaft der Zellmembran einen Stimulus für die Bildung solcher Vesikel darstellen. Diese Proteine, die das Herz gefährden könnten, werden zu den Lysosomen transportiert und dort abgebaut.

VOGEL et al. (1974) berichteten über die auch als Weibel-Palade-bodies bezeichneten Einschlüsse in Gefäßen der Primärlamellen der Kiemen von *Tilapia mossambica*. Sie beobachteten ähnliche Zytoplasmaausläufer an Endothelzellen, wie sie hier in den atrialen Endokardzellen der Goldorfe gefunden werden (Abb.21). Ihrer Meinung nach erhalten die Endothelzellen so engeren Kontakt zu durchströmenden Blutzellen - wie es bei der Goldorfe auch mit neutrophilen Granulozyten beobachtet wird - und dienen so als monitoring system. Bei der Goldorfe sind Weibel-Palade-bodies an Endothelzellen von Kiemen und Pseudobranchien bekannt (FISCHER, 1984; FISCHER und HOFFMANN, 1986).

Die von LEKNES (1986) beschriebenen Endokardzelleinschlüsse im Bulbus von *Opistogramma ramirezi* (Cichlidae) reagieren PAS-positiv und enthalten damit Kohlenhydrate. Bei weiteren Untersuchungen stellten sie fest, daß es sich bei den Einschlüssen in Vor- und Hauptkammer dagegen um Lysosomen handelt, da sie Ferritin akkumulieren, während das in den Endokardzellen des Bulbus nicht der Fall ist. Dies ist die einzige vorliegende Beschreibung über unterschiedliche endokardiale Granula innerhalb eines Herzens. LEKNES (1986) diskutiert dabei einen Zusammenhang mit den unterschiedlichen darunterliegenden Geweben.

Auch BENJAMIN et al. (1984) stießen auf eine PAS-positive Reaktion bei der Untersuchung des Bulbus arteriosus phylogenetisch fortgeschrittener Spezies (*Acanthopterygii*, *Paracanthopterygii*). Diese Reaktion wird ebenfalls den Granula der Endokardzellen zugerechnet. Histochemisch konnten viele neutrale Mucopolysaccharide, jedoch wenig saure nachgewiesen werden.

Vorher hatten BENJAMIN et al. (1983) behauptet, die Granula kämen nur abhängig von der Endokardzellhöhe vor, da sich bei ihren Untersuchungen nur hohe Zellen PAS-typisch anfärbten. Dies kann für die meist flachen Endokardzellen der Goldorfe und der Regenbogenforelle nicht bestätigt werden.

SANTOLAYA und BERTINI (1972) stellten fest, daß die endokardialen Granula bei höheren Vertebraten kleiner sind und in ihrem Inhalt tubuläre Strukturen besitzen, während sie bei niederen Wirbeltieren größer mit völlig homogenem Inhalt sind. BERTINI et al. (1972) fanden heraus, daß ihre Anzahl bei Säugern am geringsten ist und über Reptilien und Amphibien bis zu den Fischen hin ständig zunimmt. Damit erheben sich zwei Fragen:

1. Ist die physiologische Funktion dieser Granula bei unterschiedlichen Klassen bzw. Spezies gleich?
2. Sind Unterschiede in der Granulastruktur funktionsbedingt?

Die weite Verbreitung der endothelialen Granula in so vielen verschiedenen Spezies läßt darauf schließen, daß sie eine

blut- und gefäßphysiologisch wichtige Rolle spielen. So konnten BERTINI und SANTOLAYA (1969) nachweisen, daß isolierte Granula, die aufbereitet Ratten zugeführt wurden, dort zu einer Blutdrucksteigerung führten. Sie könnten also im Körper eine Rolle bei der Blutdruckregulation spielen. Bei Fischen ist das Blutdrucksystem funktionell weniger gut entwickelt als bei höheren Vertebraten. Dies ergibt sich im wesentlichen aus der geringeren Herzpumpleistung (siehe II.5.3., II.5.5.). So könnte die höhere Konzentration der Weibel-Palade-bodies bei diesen Klassen ein Hinweis darauf sein, daß sie bei Fischen vor allem für die Adaptation an einen höheren Blutdruck von entscheidender Bedeutung sind. Doch sind zur völligen Aufklärung ihrer Struktur und Funktion noch weitere elektronenmikroskopische und zytochemische Studien nötig.

Ob die Granula im Lauf der Evolution eine Modifikation in Form, Anzahl und Funktionsweise erfahren haben und damit einen feinstrukturellen Bestandteil in der Phylogenese von Vertebraten spielen, bleibt noch zu klären.

3. Atrium cordis

3.1. Subendokardialzellen

Während das Atrium der Regenbogenforelle in bezug auf phagozytotische Eigenschaften und Ausbildung des Subendokardialraumes unauffällig ist, konnten bei der Goldorfe einige Besonderheiten beobachtet werden.

Der Subendokardialraum, in dem sich bei beiden Fischarten vorwiegend Bindegewebe aus kollagenen und elastischen Faseranteilen befindet, wurde vielfach als eine Art Basalmembran aufgefaßt (BAIRATI, 1938). Dieser Auffassung steht jedoch die bei der Goldorfe gefundene Tatsache entgegen, daß typische Subendokardialzellen hier lokalisiert sind.

Bisher ist wenig bekannt über die Zellen, die zwischen der Endokardzellschicht und dem eigentlichen Myokard liegen. In diesem Stratum subendocardiale wurden beim Frosch *Rana catesbeiana* auch Zellen gefunden, die rauhes endoplasmatisches Retikulum, einen Golgi-Apparat, Mitochondrien, kleine Vakuolen, einen großen Zellkern und osmiophile Einschlüsse besitzen (KISCH, 1962). Bei der Untersuchung der Red-Leg-Disease fand man im Blut solcher Frösche einen neuen amöbenartigen Parasiten, das Ultrazoon *ranarum* (KISCH, 1961). Diese Parasiten, die ein Bindeglied zu den Ciliaten darstellen, fanden sich dabei auch im Subendokardialraum. Doch neben dem Auftreten unverletzter Parasitenzellen zeigten sich auch Ultrazoa, die von Subendokardialzellen umgeben und anscheinend schrittweise "verdaut" wurden. Die Subendokardialzellen besitzen somit eindeutig phagozytäre Eigenschaften (KISCH, 1962). Es ist wichtig, diese Beobachtungen weiter zu verfolgen, weil sich daraus vielleicht auch Änderungen für die klinische Endokarditis des Menschen ergeben könnten - möglicherweise müßte sie in Subendokarditis umbenannt werden.

KISCH und PHILPOTT (1963) erwähnten das Vorkommen unterschiedlich aussehender Subendokardialzellen bei *Scillium canicula*. Leider liegen keine weiterführenden Beschreibungen über Funktion und Aussehen dieser Zellen vor.

Am Herzen des Goldfisches fanden sie (1963) auch Subendokardialzellen, die "...verschiedenen Typen weißer Blutzellen ähneln". Ihre Bilder gleichen denen der Zellen, die in der vorliegenden Untersuchung im Subendokard der Goldorfe gefunden und als neutrophile Granulozyten erkannt werden.

So kann für die Subendokardialzellen der Goldorfe folgender Mechanismus beobachtet werden: Neutrophile Granulozyten aus dem intrakardialen Blutstrom werden wahrscheinlich wie beim Säuger durch chemische Stoffe (Chemotaxis) oder durch elektrische Veränderungen (Galvanotaxis) an die endokardiale Oberfläche des Herzens angelockt. Sie lagern sich dort mit Hilfe pseudopodienartiger Fortsätze an und treten so mit den Endokardzellen in Kontakt. Die Granulozyten verlassen das Herzlumen dann durch Migration. Dies kann so geschehen, daß zwei benachbarte Endokardzellen auseinanderweichen und einen Kanal freigeben, durch den die weiße Blutzelle in das Subendokard gelangen kann. Es wurden jedoch auch Hinweise dafür gefunden, daß diese Durchschleusung direkt durch eine Endokardzelle hindurch erfolgen kann. Anschließend kommen die Granulozyten einzeln oder bis zu dreien zusammengelagert im Subendokardialraum zu liegen. Hier läge dann per definitionem der eigentliche Wirkungsort der neutrophilen Granulozyten. Nachdem sie aus der Blutbahn an eine Stätte der Abwehrerfordernis gelangt sind, beginnen die Zellen mit ihrer endozytotischen Aktivität. Sie phagozytieren nun mit Hilfe von enzymatischen Wirkstoffen aus den Lysosomen, die sich in auffallend großer Zahl in ihrem Zytoplasma befinden, schädigende Substanzen (z.B. Viren und Bakterien). Zur Vernichtung des phagozytierten Materials wird es in heterophage Vakuolen aufgenommen, die man dann auch als Phagosomen bezeichnet. Die Phagosomen liegen im Granulozyten neben den Lysosomen und verschmelzen mit ihnen zu einem Phagolysosom. Die Granula im Granulozyten enthalten Phagozytin, das als antibakterielles Prinzip in weißen Blutzellen gilt. Histochemisch ist hier auch zwischen spezifischen und azurophilen Granula zu unterscheiden. Nur letztere sind echte Lysosomen, da sie Enzyme mit saurem pH-Optimum besitzen (HAFERKAMP, 1976).

Auf diesem Weg wird wohl auch beim Frosch die Phagozytose der Ultrazoa ranarum erfolgen. Was jedoch die Einwanderung neutrophiler Granulozyten in das Subendokard des Atriums bei der Goldorfe bewirkt, konnte elektronenmikroskopisch nicht geklärt werden. Es läßt sich jedoch vermuten, daß sie ähnlich den von Kupfferschen Sternzellen, histiozytären Retikulumzellen und Uferzellen des Säugers zu einer phagozytoseaktiven Zellgruppe des Fisches gehören, die die Aufgaben eines retikuloendothelialen Systems erfüllt. Das Atrium würde damit auch eine gewisse "Schlammfängerfunktion" bei der Goldorfe ausüben.

Die Präsenz oder Absenz von Subendokardialzellen könnte eine wichtige Erklärung dafür geben, warum bei bestimmten infektiösen Erkrankungen bestimmte Abschnitte des Herzens mehr beeinflußt werden als andere. Das Atrium, das sich bei der Goldorfe auch aktiv an Abwehrmechanismen beteiligt, besitzt eine verletzliche Position. Diese ist bei Fischen besonders groß, da sie keine Lymphknoten besitzen und pathogene Keime oder Teilchen das Herz oder jedes andere Organ erreichen können, ohne vorher mit retikulärem Gewebe in Kontakt zu kommen. Das erklärt vielleicht auch die Anfälligkeit junger Salmoniden und Plattfische für Vibrionen, in deren Verlauf Myokardnekrosen auftreten.

3.2. Spezifische Herzgranula

Membranumgebene Granula mit einem zentralen Dichtekern und feiner, transparenter Hofzone kommen im Atrium und Ventrikel von Goldorfe und Regenbogenforelle vor.

Sie sind in den gleichen Herzabschnitten bei Frosch und Huhn zu finden, während sie beim Säuger nur im Atrium angetroffen werden (JAMIESON und PALADE, 1964). Sie könnten dafür verantwortlich sein, daß die Vorhöfe von Säugern sowie die Vor- und Hauptkammern bei Frosch und Huhn sensibel für Azetylcholin sind (HOFFMANN und CRANFIELD, 1960). Azetylcholin übt

hier eine negativ ionotrope Wirkung aus. Außerdem verändert es die Zellwand mit der Folge elektrophysiologischer Veränderungen. Das Fehlen dieser spezifischen Herzgranula im Säugetierventrikel wird von einer Insensibilität dieser Herzkammern für Azetylcholin begleitet. Die Granula könnten damit eine Rolle für die Empfindlichkeit der Herzmuskelzelle gegenüber Azetylcholin spielen.

SCHIPP und BEYERLE v. WEHREN (1970) untersuchten die Herzen niederer Vertebraten sowie das Lymphherz des Frosches und fanden dabei, daß die Herzgranula einen Ausdruck sekretorischer Funktionen der Herzmuskelzelle darstellen. Sie konnten eine Abstammung vom Golgi-Apparat nachweisen. „Längere Behandlung der Zellen mit Reserpin führte zum Abbau der Granula, in denen fluoreszenzmikroskopisch eine punktartige Gelbgrün-Färbung auftritt, die auf einen Katecholamingehalt hin deutet. Die Autoren vermuten in den Granula eine Katecholaminspeicherung, die für eine gleichbleibende Erregbarkeit der Muskelfasern von Bedeutung sein könnte.

Auch bei Fischen waren die Herzgranula Anlaß zahlreicher Untersuchungen. Bei den Teleostei vermuteten auch SANTER und COBB (1972), SAETERSDAL et al. (1974) und LEMANSKI et al. (1975), die die Myokardzellen von *Oryzias latipes* untersuchten, eine Speicherung von biogenen Aminen. Zu dem gleichen Ergebnis kamen MYKLEBUST und KRYVI (1979) für Chondrostei sowie BERGE (1979) für Holocephali. Für die Herzen von zwei untersuchten Cyclostomata (*Petromyzon fluviatilis* und *Myxine glutinosa*) stellten BLOOM et al. (1962) fest, daß sie einen extrem hohen Katecholamingehalt aufweisen. Sie konnten aufzeigen, daß deren Herzen in großen Mengen Adrenalin und Noradrenalin bevorraten und freisetzen, wobei interessant ist, daß das Herz von *Myxine glutinosa* keine nachweisbare Innervation besitzt, während das von *Petromyzon fluviatilis* nervöse Elemente zeigt (AUGUSTINSSON et al. 1975). BLOOM et al. (1962) stellten auch fest, daß die Zellen mit spezifischen Herzgranula denen der adrenalen Medulla bei Wirbeltieren gleichen. SHIBATA und YAMAMOTO (1976a) fanden bei ihren Untersuchungen in verschiedenen Herzkammern von Cyclostomata Granula gleicher Struktur mit unterschiedlicher Zytochemie,

und HELLE und STORESUND (1975) vermuteten hier ein Reservoir Kalzium bindender Stoffe beim Hai.

In jüngster Zeit gibt es über die Natur atrialer, myokardialer Granula beim Säuger neue Ergebnisse: 1956 beschrieben HENRY et al., daß die Dehnung des linken Vorhofs zur Diurese führt (=Henry-Gauer-Reflex). In weiteren Untersuchungen fanden De BOLD et al. (1981) heraus, daß ein Ratten injizierter atrialer Extrakt von Säugerherzen zur Diurese führt. Die Ursache dafür wurde in einem atrialen, natriuretischen Faktor (ANF) erkannt, der in den spezifischen Herzgranula von Säugern enthalten ist. Dieses Peptidhormon wirkt natriuretisch, diuretisch, vasorelaxierend und hemmt die Steroidsekretion in der Nebennierenrinde. Man nimmt an, daß seine Wirkung über besondere Rezeptoren läuft, die mit spezifischen "second messenger"-Systemen gekoppelt sind, welche bisher ungeklärt sind (GERZER, 1985). WONG et al. (1986) nahmen an, daß ANF als Neuromodulator oder Neurotransmitter im ZNS wirkt. Somit könnte ANF zu lebenswichtigen Hormonen gehören, die z.B. bei Herztransplantationen oder bei potentiellen Mangelzuständen substituiert werden müßten.

Über die Freisetzung der in den Granula enthaltenen Inhaltsstoffe wird vermutet, daß dies intrazellulär erfolgt. Die Beobachtung dieser spezifischen Herzgranula direkt unter der Zytoplasmamembran von Goldorfe und Regenbogenforelle könnte aber auch darauf hinweisen, daß die Muskelzelle sich ihrer Granula durch die Membran hindurch entledigt. Das konnte jedoch nie beobachtet werden. Analog zu den Untersuchungen an anderen Fischarten ist es möglich, daß es sich auch bei den hier gefundenen Granula um Katecholaminspeicher handelt. Zur weiteren Abklärung müßte geprüft werden, wie hoch der Katecholamingehalt in Atrium und Ventrikel ist, und der Granulagehalt beider Herzabschnitte dementsprechend verglichen werden. Weiterhin müßte eine Darstellung chromaffiner Zellen erfolgen. Es sollten auch autoradiographische Untersuchungen stattfinden, um eine Aufnahme von H^3 -Dopamin nachzuweisen, das als Norepinephrin-Vorläufer gilt. Ohne diese Nachweismetho-

thoden ist es nicht möglich zu unterscheiden, ob die Herzgranula Katecholamine oder andere biogene Amine enthalten. Dazu wäre allerdings ihre Isolierung nötig, die sich jedoch wegen des massenmäßig geringen Anteils an der Zelle schwierig gestalten dürfte.

Durch die Anwesenheit spezifischer Granula in der Myokardzelle zeigt sich hier ein Beispiel für multiple, zelluläre Spezialisierung. So scheint in diesem Fall eine hoch differenzierte, kontraktile Zelle eine weitere außergewöhnliche Funktion zu erfahren, indem sie eine Vielzahl von wahrscheinlich sekretorischen Granula bildet und bevorratet.

4. Ventriculum cordis

Da in der vorliegenden Arbeit das absolute Herzgewicht nicht festgehalten wurde, ist ein Vergleich mit den Untersuchungen von SANTER et al. (1983) nicht möglich. Sie beobachteten, daß das prozentuale Körpergewicht, verglichen mit dem Herzgewicht bei Arten mit pyramidenförmigem Ventrikel (Regenbogenforelle), größer ist als bei solchen mit sackförmigem (Goldorfe) oder tubulärem Ventrikel. Auch der gewichtsmäßige Anteil des Ventrikels am Herzgesamtgewicht ist bei Arten mit pyramidenförmiger Hauptkammer größer. Im Gegensatz zu ihren Untersuchungen, bei denen sie bei Arten mit sackförmigem Ventrikel weder Kompakta noch Koronarsystem fanden, konnte bei- des für das Herz der Goldorfe nachgewiesen werden.

Beide untersuchten Fischarten besitzen einen Ventrikel, der aus zwei Muskelschichten besteht: außen eine dichte Kompakta, innen eine direkt daran anschließende, wesentlich umfangreichere, lockere Spongiosa. Diese Anordnung ist nicht typisch für Teleostei. So fanden SANTER und GREER-WALKER (1980) nur bei 20 von 93 untersuchten Teleosteerherzen eine äußere kompakte Myokardzellschicht. Wie auch bei der Regenbogenfo-

relle und der Goldorfe vorhanden, beobachteten sie - außer bei den Anguilliden - bei allen untersuchten Knochenfischen ein den Ventrikel versorgendes Koronargefäßsystem. Die Kompakta stellt vielleicht eine Anpassung bei diesen Fischen dar, die periodisch oder während ihres ganzen Lebens auf große Mengen metabolischer Energie angewiesen sind, wie sie z.B. für lange Wanderungen oder schnelle Fortbewegung nötig sind. Dies würde auch erklären, daß die Kortikalis der Regenbogenforelle relativ dicker ist - wenn auch nicht extrem - als die vergleichbarer Goldorfen, die ja nicht so schnelle und ausdauernde Schwimmer darstellen.

Mit steigendem Körper- und Herzgewicht nimmt der Umfang der Kompakta und der Anteil der Gefäßernährung zu. Nach BAUER-EISEN (1953) liegt die Ursache in der Notwendigkeit, die mechanische Verfestigung der Herzwand zu erhöhen. Nur so ist es möglich, die gestiegenen Ansprüche an die Erhaltung der Druckverhältnisse zu befriedigen. Von entscheidender Bedeutung ist die absolute Herzgröße, denn bei gegebenem Druck muß die Wand einer umso größeren Kraft das Gleichgewicht halten, je größer der innere Herzdurchmesser ist. Die Bildung der Kompakta erfordert dann auch die Entwicklung einer geschlossenen Blutbahn (Koronarzirkulation), die die entsprechende Sauerstoffzufuhr sichert.

Die Ventrikelfüllung kann im spongiösen Anteil mit dem Vollsaugen eines Schwammes verglichen werden. Diese Myokardanordnung könnte vorteilhaft sein, weil die Spongiosa die Kompakta folgendermaßen unterstützt: wenn der spongiöse Myokardanteil als eine Vereinigung tausender von Kammern, die als Pumpe zu verstehen sind, funktioniert, wird das Gesetz von La Place zutreffen. Danach ist die Spannung einer Muskelfaser in einem kleinen Herzen kleiner als in einem großen. So könnte man die vielen kleinen Spongiosakammern als einzelne "Herzen" betrachten, die bei der Druckentwicklung während der Ventrikelsystole mitwirken und dadurch die auf den langen Muskeltrabekeln liegende Gesamtspannung mindern.

Die von BENNINGHOFF (1933) beschriebene Bindegewebsschicht zwischen Kompakta und Spongiosa des Ventrikels bei Salmoniden konnte nur ansatzweise im Semidünnschnitt beobachtet werden. Sie ist in ihrem Umfang nicht mit der beim Hering von MIDTTUN (1982) untersuchten junctional region zu vergleichen. Niemals war die Ausbildung einer benachbarten transition region im Myokard zu beobachten.

4.1. Myokardzelle

Folgende für die Herzmuskelzelle typischen mikroskopischen und submikroskopischen Strukturen sind bei beiden Fischarten zu beobachten:

1. das Sarkolemm;
2. die Disci intercalares (Glanzstreifen);
3. die Muskelfibrillen mit ihren Quer- und Längsstrukturen;
4. eine heterogene Gruppe von Granula (Mitochondrien, Fettgranula, Glykogengranula), die mit dem Begriff Zytosomen zusammengefaßt werden können;
5. das sarkoplasmatische Retikulum.

4.1.1. Sarkolemm

Das Sarkolemm, bei der Muskelzelle auch Myolemm genannt, muß als eine immer vorhandene Muskelzellhülle angesehen werden, deren Dicke an der Grenze des lichtmikroskopischen Auflösungsvermögens liegt. Die älteren Auffassungen über den Schichtbau des Sarkolemm lassen sich in drei Gruppen zusammenfassen:

- a) Das Sarkolemm ist eine einfache Zellmembran, in der der Sitz der Querstreifung vermutete wird (SCHWANN, 1839). Spätere Untersuchungen wiesen ein glattes, strukturloses Protoplasmahäutchen nach (HEIDENHAIN, 1901).
- b) REICHERT (1847) und LEYDIG (1857) glaubten, die Muskelfaserbündel lägen frei in einem Bindegewebssack. MARCUS (1925) fand heraus, daß das Sarkolemm aus einem fibrillä-

ren Netz von feinen, trypsinresistenten, kollagenen oder retikulären Fibrillen und interfibrillärer Kittsubstanz besteht und damit der Basalmembran von Epithelien ähnelt.

- c) HMGQVIST (1920) unterschied zwischen dem primären Sarkolemm junger Muskelfasern und dem sekundären oder definitiven Sarkolemm, das durch später hinzutretende kollagene oder retikuläre Netze gebildet wird.

Im Ultradünnschnitt wird das Sarkolemm als eine osmiophile Membran sichtbar, die bei starker Vergrößerung aus zwei dunklen Schichten besteht.

4.1.2. Disci intercalares

Über die Disci intercalares (Glanzstreifen, Schaltstücke, Kittstreifen, Querlinien), die Zellgrenzen darstellen, sind die Myofibrillen aneinandergrenzender Zellen verbunden (PÖCHE und LINDNER, 1955). SCHIEBLER (1955) beobachtete lichtmikroskopisch, daß die Myofibrillen hindurchziehen. PRZEWOSKI hatte jedoch schon 1893 die Fibrillenendigungen als "Stratum granulosum terminale" bezeichnet. Eine elektrophysiologische Bedeutung wurde von ROTHSCUH (1951) angenommen und von SCHAEFER (1952) und WEIDMANN (1956) diskutiert.

Nach den vorliegenden elektronenmikroskopischen Untersuchungen ist die dunkle Substanz der Disci intercalares der Z-Substanz der Muskelfibrillen verwandt. Argumente dafür liefert die Kontinuität mit den Z-Streifen benachbart liegenden Myofibrillen, sowie die Beobachtung, daß die osmiophile Substanz der Disci intercalares wie ein Z-Streifen ein Sarkomer begrenzt. In Verdauungsversuchen hat sich die Bedeutung beider Elemente für die Bündelung der Filamente erwiesen (LINDNER, 1957). Nach ihm enthalten beide das Tropomyosin, das mindestens 4 % der gesamten Proteine in den Muskelfibrillen der Herz- und Skelettmuskulatur von Warm- und Kaltblütern ausmacht (PERRY, 1953). Es bildet in der Muskelfibrille keine Filamente wie das Aktin und Myosin (PERRY, 1956), was mit dem elektronenmikroskopischen Befund übereinstimmt. Das Tro-

pomyosin ist in seinen Lösungseigenschaften dem Myosin sehr ähnlich. HASSELBACH (1953) sah bei prolongierter Myosinextraktion nach dem Herauslösen des A-Bandes auch die Z-Streifen verschwinden. Das Tropomyosin ist chemisch dem Myosin in der Aminosäurezusammensetzung ähnlich (BAYLEY, 1954), weshalb eine Vorstufe von Myosin in ihm vermutet wird. PERRY (1956) modifizierte diese Anschauung dahin, daß vielleicht alle Eiweißkörper der Myofibrillen von gemeinsamen Vorstufen abstammen. Wenn es solche Vorstufen in der Myofibrille gibt, so ist es am wahrscheinlichsten, daß sie im Z-Streifen und in den Disci intercalares lokalisiert sind, wo die Filamente verhaftet sein könnten. Damit würde eine auf HEIDENHAIN (1901) zurückgehende Anschauung der Glanzstreifen als "Wachstumszentren" an Bedeutung gewinnen. Verschiedene Kontraktionszustände quer über die Muskelfasern beschrieb HAMMERBECK (1956). Sie wurden bei den untersuchten Fischherzen gelegentlich elektronenmikroskopisch gesehen. Wenn dabei, wie anzunehmen ist, die Z-Streifen eine Rolle spielen, so könnte man den Disci intercalares dieselbe Funktion zuordnen.

4.1.3. Myofibrillen

Querstreifung und Filamentstruktur der Herzmuskelfibrillen sind von LEEUWENHOEK (1694) schon vor fast 300 Jahren beobachtet und abgebildet worden. Seitdem wurden wesentliche Einzelheiten hinzugefügt. Der funktionelle Wechsel zwischen den verschiedenen Querstreifungsbildern ist noch nicht völlig geklärt. Die Verkürzung der Muskelfächer bei der Kontraktion soll auf Kosten des A-Bandes (BUCHTHAL et al., 1936), nach anderen Autoren auf Kosten des I-Bandes (DEMPSEY et al., 1946) erfolgen. Andere beobachteten, daß beide sich gleichermaßen kontrahieren (SPEIDEL, 1939). HUXLEY und NIEDERGERKE (1954) erkannten, daß das A-Band sich erst bei stärkerer Kontraktion verkürzt.

Über Fäserchen in den Myofibrillen hat schon KÖLLIKER (1888) berichtet. Elektronenmikroskopische Untersuchungen haben erwiesen, daß Filamente durch die Sarkomere, die durch zwei Z-Scheiben begrenzt werden, hindurchziehen. Sie sind besonders im A-Teil dreidimensional, regelmäßig kristallin angeordnet (MORGAN et al., 1950). Nach HUXLEY (1953) ist das Myosin im A-Band konzentriert, doch gehen die Meinungen über die Anordnung der Filamente noch weit auseinander (HODGE, 1955; SJÖSTRAND, 1956; SPIRO, 1956).

4.1.4. Zytosomen

In zahlreichen Untersuchungen konnte nachgewiesen werden, daß die meisten Granula der Muskulatur morphologisch, histochemisch und biochemisch den Mitochondrien anderer Zellen entsprechen müssen (KISCH und BARDET, 1951; WEINSTEIN, 1954). PALADE (1953) hat gefunden, daß die Mitochondrien der Muskulatur ebenso wie in anderen Zellen eine äußere Membran besitzen, von deren innerer Lamelle sich Leisten (Cristae) in eine körnige Matrix hinein erheben. Nach anderer Anschauung sind die inneren Membranen von der äußeren Mitochondrienmembran unabhängig (SJÖSTRAND, 1953). Die Beschreibung der Muskelmitochondrien erfolgt in der Literatur recht unterschiedlich. Das mag neben funktionellen Unterschieden auf die große Empfindlichkeit der Mitochondrienstruktur bei der Präparation hinweisen.

Die bei beiden Fischarten gefundenen Mitochondrien besitzen in dunklen Zellen die von SJÖSTRAND (1953) angegebene Struktur mit dem Unterschied, daß gelegentlich die Innenmembran mit der äußeren Membran zusammenzuhängen scheint. Auch werden keine dichten Granula beobachtet. In den hellen Myokardzellen ist das Mitochondrienbild mannigfacher. Hier liegen weniger dichte, aber dickere und hellere Cristae in einer dunklen Organellenmatrix. Abweichend von der üblichen Beschreibung kommen auch Mitochondrien vor, die offenbar keine vollständigen äußeren Membranen besitzen. Sie scheinen wie

Blätterteig aus Folien und Zylindern zusammengefaltet, zwischen denen ein kommunizierendes System von helleren Spalten liegt. An einzelnen Stellen besitzen sie eine freie Verbindung mit dem Zytoplasma und sind zu den Muskelfibrillen hin geöffnet. Dies könnte ein Hinweis auf eine stattfindende Mitochondriendegeneration sein, doch bedarf der Befund einer weiteren Klärung.

Vor allem die rundlichen, dunkleren Zelleinschlüsse sind den von HOLMGREN (1907) beschriebenen "Fettgranula" vergleichbar. Dazu ist beim Säuger bekannt, daß bei Kohlenhydratmangel im Körper Ketonkörper zur Energielieferung herangezogen werden, wofür zunächst Fett mobilisiert und in der Leber abgebaut werden muß. Die Ketonkörper und die freien Fettsäuren gelangen dann auf dem Blutweg in den Muskel und dienen dort dem Aufbau energiereichen Phosphats. Der Herzmuskel kann auf diesem Wege in größerem Umfang Fette verwerten. Bei Lipämie ist er befähigt, sie im Sarkoplasma zu speichern und bei Bedarf direkt im Energiestoffwechsel zu nützen. Dieser Mechanismus ist auch für den Fisch denkbar.

Bei den beiden Arten von Fetttröpfchen, die in der Myokardzelle von Goldorfe und Regenbogenforelle gefunden wurden - es waren helle mit und dunkle ohne Membran -, handelt es sich vielleicht wie beim Säuger um Ablagerungen von Neutralfett. Da die dunklen Fettgranula keine echte Membran besitzen, können sie nicht als Liposomen bezeichnet werden. Bei der Anlagerung dunkler Substanzen am Rand der hellen Fetteinlagerungen handelt es sich möglicherweise um eine Akkumulation von Enzymen, die dem Fettabbau und Fettumbau dienen, so daß Autophagoliposomen entstehen.

4.1.5. Sarkoplasmatisches Retikulum

Elektronenmikroskopisch wurde ein "sarkoplasmatisches Retikulum" gefunden (RUSKA, 1954), das dem "Endoplasmareticulum" von PALADE und PORTER (1954) gleichzusetzen sein soll. Es ist tubulär oder vesikulär an den Z- und M-Bändern gehäuft. Mit dem sarkoplasmatischen Retikulum haben sich besonders EDWARDS und RUSKA (1955) beschäftigt und dabei Unterschiede in seiner Ausprägung bei tonischen und tetanischen Muskeln gefunden. Ein tubuläres System wurde im Skelettmuskel von Frosch und Maus beobachtet (ANDERSSON, 1956). Es liegt in der Höhe des A-Bandes parallel zu den Myofibrillen und verläuft an den J-Bändern mehr oder weniger erweitert meist senkrecht zur Fibrillenlänge.

Das sarkoplasmatische Retikulum stellt sich bei beiden Fischarten genauso dar, wie es SANTER (1974) für die Regenbogenforelle beschrieben hat: es ist, verglichen mit dem von Säugern und Vögeln, nur sehr schwach entwickelt und besteht aus einem lockeren Netzwerk feinster Tubuli, die mit den Myofibrillen in engem Kontakt stehen, ohne eine auffällige Lokalisation gegenüber den Sarkomerabschnitten aufzuweisen. Es tritt keine Häufung an den Z-Banden auf. Einige Tubuli expandieren bis zur Zellperipherie, wo sie subsarkolemmale Zisternen bilden, die gelegentlich elektronendichtes Material enthalten. Diese Zisternen ("peripheral couplings") erscheinen nur sehr selten, nie jedoch in der Nachbarschaft von Disci intercalares. Tubuli und Zisternen sind wesentliche Strukturen, die die morphologische Grundlage für das Erregungs-Kontraktionssystem in der Muskelzelle des Teleosteerzens bilden.

Das auffällige Fehlen eines Z-Tubulussystems wurde bereits 1969 von FAWCETT und McNUTT bei der Katze beschrieben, wohingegen PAGE und NIEDERGERKE (1972) es in den Myokardzellen des Frosches beobachteten.

Bei Cyclostomen beobachtete BLOOM (1962) ein gut entwickeltes sarkoplasmatisches Retikulum, während KILARSKI (1964a)

nur von einem losen Netzwerk sprach. Bei Chondrostei beschrieben MYKLEBUST und KRYVI (1979) ein System loser Tubuli, und nach LEKNES (1980) ist das gesamte Tubulussystem bei drei untersuchten Gadiden schwach entwickelt. Für die Scholle konnten SANTER und COBB (1972) bei ihren Untersuchungen überhaupt kein sarkoplasmatisches Retikulum feststellen. Es läßt sich an all diesen Beispielen keine evolutionsmäßige Entwicklung erkennen.

Durch die nur spärliche Ausbildung des sarkoplasmatischen Kanalsystems bei der Goldorfe und bei der Regenbogenforelle erhebt sich die Frage, ob es überhaupt eine Aufgabe als Kalziumverteiler für die Muskelkontraktion erfüllen kann. Für den Frosch erläuterten PAGE und NIEDERGERKE (1972) die Möglichkeit, daß Ca^{2+} während des Aktionspotentials einfach aus dem extrazellulären Medium durch die Zellwand hindurch zur Myofibrille diffundiert. Auch diese Annahme wäre für die Herzmuskelzellen von Regenbogenforelle und Goldorfe zu diskutieren, verliert aber an Wahrscheinlichkeit, wenn man an die relative Dicke der Muskelmasse in der Ventrikelkompakta denkt - zu große Wege müßten in vergleichsweise zu kurzer Zeit während eines Aktionspotentials allein durch Diffusion zurückgelegt werden.

HUXLEY und TAYLOR (1955) gingen davon aus, daß die Z-Scheiben den Kontraktionsimpuls übertragen. Das bezweifelten PORTER und PALADE (1957), die eine Reizleitung in dem von ihnen entdeckten sarkoplasmatischen System vermuteten. Somit stellt sich jedoch die Frage, wie die Reizübertragung bei den hier untersuchten Fischarten in Geweben ohne T-Tubulussystem übertragen wird, und ob dann die Z-Scheiben nicht doch eine ähnliche Aufgabe erfüllen.

4.1.6. Zelluläre Vesikel

Die in beiden Zellarten von der Wand häufig abgeschnittenen pinozytotischen Vesikel, die sich auch vielfach im Zellinneren wiederfinden, dürften im Dienste des Stofftransportes stehen. Es handelt sich um Abschnürungen von Granula oder Bläschen nach innen. Hier werden wahrscheinlich bestimmte Substanzen in kleinen Mengen gesammelt und, von einer Membran umschlossen, aus dem Interzellularraum in die Myokardzelle aufgenommen, wobei das Plasmalemm sich einstülpt. Dieser Mechanismus ist vorstellbar, da entsprechende Bläschen sich an den Zellmembranen anderer Zellen, z.B. den Endokardzellen des Atriums, die für den Stofftransport schon allein durch ihre Lage zum Blutstrom spezialisiert sind, in großer Zahl gefunden werden. Aus der Morphologie des Plasmalemmes kann man über die allgemeine Bedeutung für den Stoffdurchtritt hinaus eine "Verteilerfunktion" vermuten. Dadurch wird auch eine ausreichende Stoffversorgung an allen Orten der relativ dicken Muskelzellen durch Einstülpungen der Zellmembran gewährleistet.

4.1.7. Besonderheiten der Myokardzelle

4.1.7.1. Erweiterte Z-Banden

Über erweiterte Z-Banden im Herzmuskel von Säugern wurde berichtet, daß sie Filamente enthalten, die parallel zur Sarkomerlängsachse verlaufen (SAETHERSDAL et al., 1976). Ähnliche Strukturen werden bei beiden untersuchten Fischarten gefunden. Jedoch ist kaum eine Filamentstruktur sichtbar, lediglich sehr elektronendichtes, amorphes Material wird gefunden. Das beschreibt auch LEKNES (1981) für die Herzen von *Cichlosoma meeki* und *Corydoras aeneus*. Da vergleichbares Material auch subsarkolemmal vorkommt, könnte eine ähnliche chemische Zusammensetzung bestehen.

THORNELL (1973) nahm an, daß die erweiterten Z-Banden in kontraktiles Gewebe umgewandelt werden könnten. Hier können jedoch keine Übergangsformen zu kontraktile Filamenten beobachtet werden.

Es wird angenommen, daß ältere Individuen größere Mengen des elektronendichten Materials in der Herzmuskelzelle besitzen als jüngere (CÔTÉ et al., 1970). Das könnte eine Folge von Umweltfaktoren, aber auch von einer Anzahl pathologischer Prozesse sein (SAETERSDAL et al., 1976). Die erweiterten Z-Banden werden aber immer in Muskelzellen angetroffen, die eine intakte Ultrastruktur aufweisen. Sie sind also wahrscheinlich in den gewöhnlichen Stoffwechselprozeß des Myokards beim Knochenfischherzen eingebunden. So werden auch bei der Goldorfe und bei der Regenbogenforelle keine pathologischen Veränderungen in der Nähe von erweiterten Z-Banden gefunden.

4.1.7.2. Residual bodies

Die pleomorphen Körperchen, die im Zytoplasma von Vorhof- und Hauptkammermyokardzellen gefunden wurden, ähneln denen, die bei anderen Zelltypen gefunden wurden (HERNDON, 1963). Sie wurden als residual bodies angesprochen, besonders da sie manchmal subzelluläre Komponenten (Mitochondrien, Glykogen) zu enthalten scheinen. Solchen bodies wird gelegentlich intrazelluläre Autolyse zugeschrieben. Dazu müßte hier allerdings noch saure Phosphatase nachgewiesen werden, die als lysosomales Enzym gilt (ASHFORD und PORTER, 1962).

4.2. Helle und dunkle Myokardzellen

Bei den hellen und dunklen Zellen, die zu etwa gleichen Teilen in der Kompakta beider Fischarten vorkommen, fällt vor allem die unterschiedliche Organellendichte auf: die hellen Zellen erscheinen fast leer gegenüber den dunklen. Dabei ist bei den hellen Zellen häufiger eine scheinbare Auflösung zu beobachten, die sich nur noch in dem bruchstückhaften Vorkommen von Myofibrillen und im Zerfall der Mitochondrien äußert. Dies könnte vielleicht ein Hinweis auf einen Erneuerungsprozeß sein. Damit könnten dunkle Zellen junge Myokardzellen darstellen, während die hellen gealterte Herzmuskelzellen wären.

Daneben ist jedoch auch der Unterschied in der Mitochondrienstruktur sowie im Glykogengehalt auffällig: die hellen Zellen besitzen sehr viele Glykogendepots, ihre Mitochondrien besitzen helle und dicke Cristae. Diese sind bei den dunklen Zellen sehr fein und massendicht, Glykogen wird nur in kleinen Mengen gespeichert. Der Unterschied in der Mitochondrienstruktur könnte auf unterschiedliche Phosphorylierungsmechanismen hindeuten. Das erinnert jedoch, zusammen mit der Glykogenverteilung, an rote und weiße Skelettmuskelfasern bei Fischen. Dabei könnten die hellen Myokardzellen den weißen Muskelfasern entsprechen, deren Mitochondrien Enzyme der anaeroben Glykolyse besitzen. Die dunklen Herzmuskelzellen könnten den roten, langsam kontrahierenden Skelettmuskelfasern ähneln, deren Mitochondrien mit einem oxidativen Enzymsystem ausgestattet sind.

Über die innere und äußere Herzschicht beim Thunfisch ist bekannt, daß innen eine höhere respiratorische Enzymaktivität als außen vorliegt (BASILE et al., 1976), wobei die Mitochondrien der inneren Schicht eine höhere Cristaedichte aufweisen. Auch sie schließen auf Unterschiede im oxydativen Metabolismus zwischen Kompakta und Spongiosa, welche eine höhere oxydative Kapazität besitzt. Sie deuten auf einen Zusammenhang mit der Sauerstoffverfügbarkeit hin, wie es von

SALTHER (1965) für Amphibien nachgewiesen wird. Um das zu bestätigen, müßte die Rolle von LDH noch weiter untersucht werden. Es wäre aber auch möglich, daß der unterschiedliche Gehalt von Succinyl-Oxydase und NADH-Oxydase in beiden Schichten beim Thunfisch (MARESCA et al., 1976) auf das Vorhandensein zweier Myokardzelltypen zurückgeht. Vielleicht besteht wie bei der Goldorfe und der Regenbogenforelle die Spongiosa nur aus einheitlichen Zellen, während in der Kompakta helle und dunkle Myokardzellen vorkommen.

Auch am Karpfen wiesen BASS et al., (1973) in der Kompakta eine höhere Myosin-ATPase-Aktivität nach als in der Spongiosa. Ob die Ursache für die Abweichungen der oxydativen Phosphorylierung nicht auch hier in zwei unterschiedlichen Myokardzelltypen liegt, ist nicht bekannt.

4.3. Interzellularspalten in der Kompakta der Regenbogenforelle

Im Atrium und Ventrikel des Goldfisches beobachteten KISCH und PHILPOTT (1963) zwischen den Muskelfasern interzellulär liegende Räume, die von einer dünnen - möglicherweise endothelialen - Schicht überzogen sind. Sie sollen den Ausläufern von Endokardzellen ähneln und endokardiale Spalten im Myokard darstellen. Das wird für die dünnen Muskelbalken des Vorhofs als wahrscheinlich angenommen. Da solche Spalten im Ventrikel aber tief unter der inneren Oberfläche liegen, wird ein vergleichbarer Ursprung ausgeschlossen. Die hier gefundenen "Endothelzellen" unterscheiden sich von denen des Endokards, und es wird deshalb angenommen, daß sie lymphatische Gefäße darstellen. Vergleichbare Strukturen, die kein nachweisbares Endothel besitzen, werden von den Autoren als intercellular spaces bezeichnet. Sie finden sich im gesamten Goldfisch-Herzen und sind mit homogenem Material gefüllt, das nur durch das Sarkolemm der Muskelfasern begrenzt wird. Sie sind von der Struktur des Inhalts mit den entsprechenden Räumen im Herzen der Regenbogenforelle vergleichbar. Jedoch werden hier

die vakuolären Räume nicht nur von der Zellwand der angrenzenden Muskelzellen umgeben, sondern weisen immer eine eigene membranähnliche Begrenzung auf, die zusammen mit dem myokardialen Plasmalemm den Eindruck einer Doppelmembran erwecken kann, da die "Wände" sehr eng aneinander verlaufen. Außerdem stellen sie sich nicht nur als kleinste isolierte Interzellularräume dar, sondern verlaufen auch häufig perlschnurartig aneinander aufgereiht und können so den Umfang mehrerer Myokardzellen annehmen. Es ist auch möglich, daß ein einziger derartiger Spalt über die ganze Länge einer Muskelzelle mit dieser parallel verläuft. Ob hier ein spezialisiertes Leitungssystem im Sinne eines nutritiven Versorgungssystems vorliegt oder ob die mehr oder weniger miteinander in Verbindung stehenden Kanalabschnitte ein noch unbekanntes Ionenleitungssystem darstellen, bedarf der weiteren Klärung.

4.4. Interzelluläre Verbindungen

Nach SCHAEFER (1952) ist die Herzmuskulatur ein "Halbsyncytium", bei dem die Muskelzellen gemeinsame Querwände besitzen. Im Herzmuskel der untersuchten Fischarten ist jedoch ein deutlicher Interzellularraum auszumachen. Das käme der Auffassung von ROTHSCHUH (1951) nahe, der elektrisch selbständige Zellen annahm. Dabei spielen, wie erst mit dem Elektronenmikroskop geklärt werden konnte, die *disci intercalares* die wichtigste Rolle. Sie wurden zuerst von CHALLICE und EDWARDS (1960) bei *Carassius auratus* als einfache Scheiben beschrieben, die eine Myofibrille umspannen. Im Herzen der Goldorfe und der Regenbogenforelle wurden aber auch *disci intercalares* gefunden, die über zwei nebeneinanderliegende Muskelfibrillen reichten. Sie bestehen aus einem Zusammenschluß von *fasciae adhaerentes* und Desmosomen. Bisweilen werden sie auch als spezialisierte Desmosomen bezeichnet, die die Myokardzelle an ihren beiden Polen End-zu-End verbindet (MUIR, 1957). Sie besitzen Kontinuität mit den Z-Ban-

den und verlaufen im rechten Winkel zur Längsachse der Myofibrille. Da vermutet wird, daß sich hier Aktinfilamente anheften können, werden sie auch als "myofibrillar insertion plaques" bezeichnet.

Die Seit-bei-Seit-Kontakte an der Muskelzellenlängsachse erfolgen durch fasciae und maculae adhaerentes. Die Herzmuskulatur stellt sich so als funktionelles Syncytium dar, bei dem sich die elektrische Erregung von einer Muskelzelle zur benachbarten ausbreitet. Das wurde bei *Pleuronectes platessa* (SANTER und COBB, 1973) bewiesen. Der niedrigste Widerstand befindet sich am Nexus (BARR et al., 1965) und bei den gap junctions (MARTINEZ-PALOMO und MENDEZ, 1971). SHIBATA (1977) fand bei *Salmo gairdneri* nur sehr kleine gap junctions, die 0,7 % der Zelloberfläche ausmachen. Er erhebt damit die Frage, ob sie wie bei Säugern wirklich wichtig für die elektrische Kopplung sind, da sie den geringsten elektrischen Widerstand bieten. Seine Beobachtungen könnten aber auch die Annahme von SOMMER et al. (1972) unterstützen, daß bei kleinen Zellen mit hohem input-Widerstand nur kleine gap junctions für eine wirksame elektrische Weiterleitung notwendig sind.

5. Bulbus arteriosus

Der Bulbus arteriosus nimmt eine strategische Position im Zirkulationssystem der Fische ein. Er liegt zwischen dem Ventrikel und der Vordergrenze der Perikardhöhle, wo er in die ventrale Aorta übergeht. Er ist ein regulierender Herzabschnitt, der die Kiemenkapillaren vor exzessiven Druckschwankungen schützen soll. Daneben soll er während der Ventrikeldiastole einen gleichmäßigen Blutfluß in die Aorta sichern (JOHANSEN, 1962). Das ist gerade bei Teleosteen mit einem langen diastolischen Zeitraum wichtig. Nach SATCHELL (1970) soll die Einbeziehung des Bulbus in die Perikardhöhle die Füllung des Atriums erleichtern. Ob er wirklich eine vierte Herzkammer darstellt oder eine zurückgesetzte Ausweitung der

Ventrallaorta ins Perikard ist, wird noch vielfach diskutiert. So rechnet GRODZINSKI (1938) diesen Abschnitt nicht zum Herz, da er kein Myokardgewebe, sondern lediglich Bindegewebe besitzt. Nach PARSONS (1930) jedoch gehören alle Abschnitte innerhalb der Perikardhöhle definitionsgemäß zum Herz.

Ob das Bulbusgewebe der Goldorfe, wie es für die Salmoniden bekannt ist, einen geringeren Hydroxyprolingehalt aufweist, aber höhere Konzentrationen ionisierbarer, saurer Gruppen besitzt (SERAFINI-FRACASSINI et al., 1978), ist nicht bekannt.

5.1. Granulazellen

In der mir vorliegenden Literatur gibt es keine Hinweise auf das Vorhandensein ähnlicher Zellaggregate, wie sie im bindegewebigen Bulbus arteriosus der Regenbogenforelle und der Goldorfe gefunden werden. Sie zeichnen sich - wie viele kardiale Zellen - durch einen Gehalt an elektronendichten Granula aus. Abgesehen von ihrer rundlichen Form erinnern sie an Endokardzellen. Die Möglichkeit, daß es sich um zufällige, tangentielle Anschnitte von endokardialen Zellen handelt, die das tief ins Bulbusgewebe ziehende Lumen umkleiden könnten, scheidet durch das völlige Fehlen eines Lumens in allen Anschnitten sowie das flächenhafte Auftreten der Granulazellen aus. Auch die Verteilung der Granula ist nicht vergleichbar, da sie bei Endokardzellen hauptsächlich über dem Kern lokalisiert sind, während sie hier im gesamten Zytoplasma angetroffen werden. Die Lokalisation im Bindegewebe läßt vermuten, daß es sich um Zellen handelt, die für den Stoffwechsel im Bindegewebe wichtig sein könnten.

Vergleichbar mit der Physiologie der Säugetiere könnten im Bindegewebe des Bulbus arteriosus auch Mastzellen liegen, in deren Granula dann Heparin, Histamin und Serotonin enthalten wäre. Diese Möglichkeit kann jedoch bereits lichtmikroskopisch ausgeschlossen werden, da die deutliche Metachromasie dieser Zellen auch bei Fischen zu beobachten wäre (ROBERTS, 1978).

Vielleicht handelt es sich um besonders spezialisierte Bindegewebszellen, die nur auf die Produktion besonderer Proteoglykane eingerichtet sind und somit im Bereich der Fibroblasten oder anderer zwischenzelliger Substanzen einzuordnen wären. So ist bekannt, daß die sauren Mukopolysaccharide Bindegewebsstrukturen plastisch verformbar oder elastisch formkonstant machen (LEONHARDT, 1977). Beides wäre für den Bulbus arteriosus während des Herzzyklus und in seiner Rolle als "Windkessel" notwendig.

Gegen die Annahme, daß gewöhnliche Bindegewebszellen vorliegen, spricht die Tatsache, daß sich die Granulazellen im Verlauf ihres gesamten Zytolemms berühren, während sich üblicherweise die Zellen im Bindegewebe nur durch ihre Ausläufer berühren, so daß ein Maschenwerk mit zwischenzelligen Lücken und Räumen entsteht.

Um mehr über diesen Zelltyp aussagen zu können, wäre es vor allem notwendig, weitere histo- und zytochemische Studien anzufertigen. Vor allem müßte geklärt werden, ob die Zellen chromaffin reagieren und damit Katecholamine enthalten, wie es für Zellen des Atriums und Ventrikels bereits bekannt ist.

6. Herzklappe

Auch im Bereich der Herzklappen konnte bei der Goldorfe eine Besonderheit beobachtet werden. Während die freien Klappenenden unauffällig sind, findet im Bereich der gesamten Herzklappenbasis eine Anhäufung und Anlagerung von verschiedenen weißen Blutzellen statt: neutrophile Granulozyten, Makrophagen und eosinophile Granulozyten. In der vorliegenden Literatur wurden keine Hinweise auf ähnliche Beobachtungen gefunden.

Über Funktionsweise und Aufgabe der Granulozyten wurde bereits in einem vorausgehenden Kapitel gesprochen (V.3.1.). Die Makrophagen, die beim Säuger Bestandteil des retikuloen-

dothelialen und retikulohistiozytären Systems darstellen, gehören wohl auch beim Fisch zum unspezifischen Abwehrsystem, das durch Phagozytose und intrazellulären, enzymatischen Abbau eingedrungene Krankheitserreger unschädlich machen soll. Sie können dabei größere Partikel verarbeiten als Granulozyten. Im Unterschied zu diesen können Makrophagen auch bei immunbiologischen Vorgängen mitwirken, indem sie im Zusammenhang mit der Phagozytose antigene Informationen bilden und weitergeben (LEONHARDT, 1977). Antigene steigern darüber hinaus die Phagozytoseaktivität der Makrophagen. "Vollgefressene" Makrophagen runden sich ab und können mit dem Blutstrom abtransportiert werden.

Über eosinophile Granulozyten ist bekannt, daß sie Histamin binden und inaktivieren können. An Orten, an denen Antigen-Antikörper-Reaktionen abgelaufen sind, treten sie gehäuft auf. Ihre Aufgabe - sie beseitigen offenbar Antigen-Antikörper-Komplexe - verrichten sie im Rahmen des Immunsystems.

Die Ansammlung dieser drei Blutzellentypen an der Herzklappenbasis läßt auf ihre besondere Erfordernis hier rückschließen. Vielleicht ist der Klappenansatz eine Stelle im Herzen, die durch ihre anatomische Lage eine Ansammlung schädigender Agentien fördert. Während z.B. an den freien Klappenenden ein stetiger Blutstrom alle Krankheitserreger mitreißen kann, könnten sich am Klappenansatz strömungsmäßige Toträume bilden, die das Angehen infektiöser Bakterien und Viren erleichtern. Auch ein locus minoris resistentiae könnte vorliegen. Das würde die Ansammlung weißer Blutzellen gerade an diesem Herzabschnitt erklären, wo es zu einer Anhäufung von schädigenden Substanzen (z.B. Antigenen, Antigen-Antikörper-Komplexen) gekommen sein kann. Ob auch die Endokardzellen dabei eine phagozytotische Aktivität entwickeln können, wie es FERGUSON (1975) am Beispiel der Scholle nachweisen konnte, ist nicht klar. Möglicherweise könnte ein Mechanismus wie bei der Ratte existieren (COTRAN, 1965), bei der sich nach einem Stimulus (z.B. Histamininjektion) endotheliale Phagozytose außerhalb des retikuloendothelialen Systems nachweisen läßt.

7. Stäbchendrüsenzelle

Sie stellt eine bisher nur bei Fischen beobachtete spezialisierte Zelle dar, die in allen Geweben anzutreffen ist, die mit bewegenden Flüssigkeiten Kontakt haben (z.B. mit Blut, Urin, Darmsekret). Ihr charakteristisches Aussehen, ihr Auftreten in verschiedenen Entwicklungsstadien sowie ihre weite Verbreitung im Fischkörper mit noch nicht aufgeklärter Funktion haben seit PLEHN (1906) zu vielen Untersuchungen geführt. Dabei hat sich vor allem die Frage herauskristallisiert, ob es sich bei der Rodletzelle um eine gewöhnliche, körpereigene Zelle handelt oder ob sie Parasitennatur besitzt.

Die Wahrscheinlichkeit der Protozoentheorie unterstützten VIEHBERGER und BIELEK (1982), die in den elektronendichten Stäbchen DNS nachweisen konnten. Sie hielten die rodlets für eine außergewöhnliche Transportform genetischen Materials. Bereits 1979 hatten BARBER et al. RNS in den Stäbchen gefunden und diese ebenfalls als Träger der genetischen Information angesprochen. 1986 untersuchten MAYBERRY et al. Karpfenlarven in verschiedenen Altersstufen. Sie fanden Rodletzellen zuerst in den afferenten Branchialarterien und der Ventralaorta, erst 50 Tage später auch im Bulbus arteriosus. Sie schlossen deshalb auf eine Wanderung dieser Zellen und unterstützten damit deren Parasitennatur. Sie erwogen die Möglichkeit, daß es sich einst um einen Fischparasiten gehandelt hat, der jetzt ein natürlicher Bestandteil des Fischkörpers geworden ist - ähnlich wie man die Evolution von Mitochondrien aus Prokaryonten annimmt. Zu einer vergleichbaren interessanten Spekulation kamen auch FLOOD et al. (1975): "... The micrographs seem to indicate that this cell in question behaves as a foreign body and, in some way, may be interacting with the epithelial cell of the bulbus arteriosus.."

Dagegen hielt LEINO (1974) es für wahrscheinlicher, daß es sich bei der Stäbchendrüsenzelle um eine sekretorische Zelle handelt, die sich aus undifferenzierten Zellen in Epithelnähe entwickelt und "nach oben" wandert, um ihren Inhalt holo-

krin an der Epitheloberfläche zu entleeren. Darauf weisen das von LEINO (1974) beschriebene 2. Zustandsstadium der Zelle mit zum Lumen geöffnetem Apex - wie es auch im Atrium der Goldorfe beobachtet wurde - sowie die Blutstromnähe hin. Eine sekretorische Funktion vermuteten auch MORRISON und ODENSE (1978), die die Produktion eines neutralen Glykoproteins mit Enzymfunktion für die ihrer Meinung nach exkretorische Rodletzelle beobachteten. Nach LEINO (1974) stellen die dunklen Stäbchen zusammen mit der helleren Substanz, in die sie eingebettet sind, das hauptsächlichliche Sekretionsprodukt dar. Der Sekretionsvorgang könnte durch die Zellwand unterstützt werden, die durch einen hohen Gehalt an filamentartigen Elementen für kontraktile gehalten wird und dem Aufbau einer glatten Muskelzelle ähneln soll. Auch das wird durch die Beobachtung einiger aufgebrochener Zellen unterstützt. BANNISTER (1966) dagegen betrachtete die Zellwand wieder als Zysten kapsel, während die Stäbchen mit Trichozyten verglichen werden (MOURIER, 1970). Nach GRÜNBERG und HAGER (1978) weisen die Protrusionen am Zellapex ebenfalls auf eine holokrine Sekretionsfunktion hin. Auch wurden in der Nachbarschaft der Zelle keine pathologischen Veränderungen gefunden, wie das andere Autoren ebenfalls beobachteten (PLEHN, 1906b; FEARNHED und FABIAN, 1971). Statt dessen kommt es zu einer Desmosomenbildung mit den Umgebungszellen (PLEHN, 1906b; LEINO, 1974). Dies gilt auch für die Rodletzellen im Herzen der Goldorfe.

Neben dem Vorkommen dieses Zelltyps im Interstitium, im Mesenterium, in der Niere und in den Kiemen von Fischen liegen am Herzen nur Berichte über den Bulbus arteriosus vor, in dem sie anzutreffen sind (LEINO, 1974). Bei den vorliegenden Untersuchungen war jedoch eine weitaus größere Verbreitung der Stäbchendrüsenzellen im Atrium der Goldorfe festzustellen, wo sie auch frei und völlig unverletzt im Blutstrom vorkommen können. Freie Rodletzellen im Blutstrom beobachtete auch Dr. Braunbeck, Universität Heidelberg (persönliche Mitteilung, 1987).

Auch in der Spongiosa des Ventrikels sind Rodletzellen nachweisbar. Jeweils eng an ein Kapillargefäß angelagert, fällt auch ihr Vorkommen im Bindegewebe auf: an der Herzklappenbasis und im dicken Bindegewebspolster des Subepikards zwischen Ventrikel und Bulbus arteriosus. Von den von LEINO (1974) beschriebenen vier Entwicklungsstadien konnten lediglich im Atrium der Goldorfe zwei beobachtet werden:

1. Die Zelle ist vollständig behüllt und besitzt im Zytoplasma deutliche rodlets.
2. Die Zelle weist eine Öffnung in Form einer Kronenbildung am apikalen Zellpol auf und besitzt nur noch viele längliche Mitochondrien.

Die zweite Formation läßt die Rodletzelle wohl eindeutig von der präformierten Struktur parasitärer Protozoen unterscheiden. Durch die offensichtliche Öffnung der Zellen werden vermutlich Inhalte sezerniert, deren wichtigster Bestandteil die Stäbchen sein dürften. Ihre Funktion läßt sich nur durch weitergehende zytochemische Untersuchungen klären.

8. Subepikard

Bisher ist über besondere Zell- oder Fasernanordnung im Subepikard von Fischen nichts bekannt. Hier fällt bei der Goldorfe und der Regenbogenforelle eine plattenförmige Anordnung der Bindegewebszellen auf, die alle streng parallel zur Myokardoberfläche verlaufen. Sie liegen in regelmäßigen Abständen zueinander mit vielen optisch leeren Räumen dazwischen, die nur geringen Fasergehalt aufweisen. Nur geringe Mengen feinen Kollagens und zarter Elastinfasern sind innig verflochten. Die Grundsubstanz dieses Gewebes besteht wohl aus Proteoglykanen, also sauren Mukopolysacchariden. Sie binden vermutlich Wasser und wirken als Permeabilitätsbarriere. Außerdem machen sie diese Bindegewebsstruktur plastisch verformbar. Wahrscheinlich befindet sich hier auch Hyaluronidase, die dem Abbau hochpolymerer Hyalonsäuren dient, welche zu den

Proteoglykanen zählen. Durch die Einwirkung des Enzyms werden die Grundsubstanzen des zwischenzelligen Raumes durchgängiger gemacht (spreading effect).

Insgesamt erinnert die Struktur des Subepikards an den Aufbau einer Nervenscheide, die den empfindlichen Nerv vor allem vor mechanischen Reizen schützen soll. Eine ähnliche Schutzfunktion könnte das lamellär geschichtete Subepikard des Fischherzens erfüllen. Dies ist besonders denkbar, weil hier das Perikard nicht wie beim Säuger das Herz eng umschließt, sondern in gewisser Entfernung vom empfindlichen Organ Herz die Perikardhöhle auskleidet. Somit würde das Subepikard eine Verschiebeschicht darstellen und als wirksames Druckpolster die mechanische Belastung des Herzens nach außen hin dämpfen.

9. Blutversorgung

Das Atrium erfüllt eine wichtige Funktion im Herzzyklus. Während das Atrium gefüllt wird, leert sich der Bulbus arteriosus (MOTT, 1950; SATCHELL, 1970). Die Bulbusentleerung führt zu einem Anstieg intraperikardialen Druckes, der die Atriumfüllung unterstützt. Dies geschieht über den vis-a-fronte-Effekt. Die Ventrikelfüllung hängt so von der Atriumkontraktion ab, daß eine stärkere atriale Füllung zu größerem kardialen output führt. Dies ist der Ablauf einer Herzaktion, die zur Weiterbewegung des funktionellen Blutstroms im Herzen führt.

Im Bereich des Atriums und der Ventrikelspongiosa stellt er jedoch gleichzeitig das nutritive Versorgungsnetz für die Muskelzellen dar. Dies läßt sich nur mit der geringen Trabekeldichte sehr schmaler Muskelzellen erklären.

Die Ernährung der Spongiosa erfolgt überwiegend durch Diffusion aus dem Kammerlumen (GRANT und REGNIER, 1926). Diese Art des Sauerstofftransportes ist nur deshalb ausreichend, weil der Sauerstoffbedarf des Kaltblüterherzens verhältnis-

mäßig gering ist und die Oberfläche der Spongiosa besonders günstige Diffusionsbedingungen schafft (BAUEREISEN, 1953). Von dieser Regel gibt es Ausnahmen. So haben KISCH und PHILPOTT (1963b) in der Spongiosa von Hundshai und Torpedo ebenfalls Kapillaren elektronenmikroskopisch nachgewiesen. Bei Cyclostomen und Teleosteen wurden sie bisher noch nicht gefunden (BLOOM, 1962; BLOOM et al., 1962; LEAK, 1969). Offenbar sind bei Elasmobranchii Kapillargefäße in der Spongiosa notwendig, weil eine Sauerstoffdiffusion von den intertrabekulären Räumen aus zur Versorgung der Trabekelmuskulatur nicht mehr ausreicht.

Über den Ursprung der nutritiven Koronargefäße für die Ventrikelkompakta und den Bulbus arteriosus beider Fischarten kann nichts gesagt werden, da keine Ausgußpräparate angefertigt wurden, die darüber Aufschluß geben könnten.

Große Koronargefäße treten subepikardial an der Atrioventrikular- und Ventrikulobulbärverbindung auf. Sie sind vor allem für die nutritive Versorgung des Ventrikels wichtig. Kapillare Koronargefäße treten besonders am Bulbus, weniger am Atrium auf. Bei diesem werden wohl die feinen Muskeltrabekel vorwiegend durch den vorbeiströmenden Blutstrom versorgt, der damit die funktionelle und nutritive Blutversorgung darstellt.

Lediglich in der Kompakta - wie in der Spongiosa - des Ventrikels von Regenbogenforelle und Goldorfe wurde ein spärliches Netz kapillarer Gefäße für die Ernährung dieser Herzmuskelschicht gefunden. Bei 55 untersuchten Cyclostomata und Elasmobranchii sowie bei *Cyprinus carpio* dagegen konnten Kapillargefäße auch in der Spongiosa nachgewiesen werden (VOBORIL und SCHIEBLER, 1969). Auch waren im Gegensatz zu diesen untersuchten Fischarten hier keine Thebesianischen Gefäße nachweisbar, die die Gefäße der Kompakta direkt mit dem intertrabekulären Herzlumen verbinden. Dies entspricht auch den Beobachtungen von BENNETT (1937). Subepikardial gelegen findet man ein reich verzweigtes Netz (System) von Arterien und Venen. Dabei verzweigen sich die Venen entspre-

chend den Arterien. Es kann ein polygonales Maschenwerk von Kapillargefäßen in der Kompakta vermutet werden. Alle Teilgebiete der Strombahn - Arterien, Venen, Kapillaren - sind voll ausgebildet. Die Gefäßfreiheit der Trabekel wurde auch von WEARN und ZSCHISCHE (1928) beschrieben.

Im Gegensatz zu bisherigen Untersuchungen (BENJAMIN, 1983) konnten im Bulbus arteriosus beider Fischarten - und zwar sowohl in der kompakten Außenschicht als auch im trabekulären inneren Anteil - deutliche Kapillargefäße gefunden werden. Sie sind in allen Bulbusanteilen gleichmäßig verteilt. Außerdem fällt eine Vielzahl von größeren blutgefüllten Kanälen auf, die wahrscheinlich tief ins Bindegewebe hineinziehende Spalten des Bulbuslumens darstellen, dessen durch den geringen Lumenquerschnitt bedingtes kleines Fassungsvermögen dadurch effektiv vergrößert wird.

10. Innervation

Bei den vorliegenden licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurde lediglich ein gemischter Nervenplexus im Bereich der Herzklappenbasis zwischen Bulbus und Ventrikel gefunden. Wahrscheinlich stellt er einen Arm des Vagus dar, der diesen Plexus formt. In ihm liegen auch Ganglienzellen, die dem parasympathischen Herzganglion zuzuordnen sind. Ihre Vesikel enthalten vermutlich Neurotransmitter in Form von Noradrenalin und Adrenalin. Man darf annehmen, daß damit vor allem der Ventrikel versorgt wird. Das steht im Gegensatz zu den Beobachtungen, die SANTER (1972) am Herz der Scholle machte, wo der Ventrikel nicht nur gefäßfrei, sondern auch aneural ist.

Die meisten im Ventrikel gefundenen Axonprofile enthalten eine große Zahl kleiner ungranulierter Vesikel und sind damit cholinerg. Andere Profile enthalten zusätzlich eine Anzahl größerer granulärer Vesikel. Ob sie adrenerg sind, muß-

te bewiesen werden, indem nach Reserpineinfluß eine Entleerung zu beobachten sein müßte. Auch fluoreszierende, Katecholamin enthaltende Fasern wären histochemisch nachzuweisen.

Die Beobachtungen von YAMAUCHI und BURNSTOCK (1968) am Herzen der Forelle, die am Sinoatrialgebiet zu jeder Myokardzelle ein Axon gehörig fanden, können nicht bestätigt werden. Auch das von GANNON und BURNSTOCK (1968) beschriebene parasympathische Herzganglion am Sinoatrialgebiet der Forelle wurde bei Goldorfe und Regenbogenforelle hier nicht gefunden. Das ist vielleicht auch darauf zurückzuführen, daß keine Serienschritte untersucht werden konnten. Dagegen fielen am Ventrikel der Regenbogenforelle dicke, unmyelinisierte Nervenaxonbündel auf.

HOLMGREN (1981) wies für *Salmo gairdneri* eine Cholin-Azetyltransferase nach, die einen Marker für cholinerge Neuronen darstellt. Ihre Konzentration war im Atrium höher als im Ventrikel, wo sie deshalb eine dichtere, cholinerge Innervierung vermuten. Da sie auch unmyelinisierte Axone in der Tunica adventitia bei Koronararterien fanden, könnten die Koronargefäße einen Gleit-(Leit-)pfad für Nerven bilden, die nach LAURENT (1962) afferent sind und aus dem subepikardialen Plexus bei Teleostei stammen.

Auch GANNON und BURNSTOCK (1968) nahmen an, daß die adrenerge Ventrikelversorgung entlang der Koronargefäße erfolgt. Sie fanden eine exzitatorische adrenerge Innervation bei der Forelle und vermuten diese bei allen Teleosteern. SANTER (1972) konnte diese Vermutung für das Herz der Scholle nicht bestätigen.

11. Zellvermessung

Bei dem Vergleich der Ergebnisse der Zellvermessungen fällt auf, daß Umfang und Fläche des Myokardzellplasmas bei nahezu allen 400 Vergleichspaaren bei der Regenbogenforelle größer sind als bei der Goldorfe. Dagegen sind die Parameter für den Zellkern in fast allen Fällen vergleichbar.

Für den größeren Zytoplasmaanteil in der Kompakta-Muskelzelle der Regenbogenforelle stellt sich die Frage, welchen Zweck er erfüllt, wenn er nicht genützt wird. Die Nutzung müßte jedoch in einer Raumbereitstellung für Zellorganellen liegen. Benötigt die Myokardzelle der Regenbogenforelle vielleicht eine größere Anzahl von Mitochondrien, Ribosomen und längere Myofibrillen, um die gleiche Aufgabe wie die effektivere Herzmuskelzelle der Goldorfe zu erfüllen? Oder ist sie auf mehr Zellorganellen angewiesen, weil ihr Herz größeren physiologischen Belastungen ausgesetzt ist? Dies könnte z.B. daran liegen, daß die Regenbogenforelle ein sehr agiler "Fluchtfisch" ist, während die Goldorfe kaum schnelle und ausdauernde Schwimmbewegungen macht. Vielleicht aber stellen die unterschiedlichen Zytoplasmaparameter auch einen Hinweis auf die Evolution dar, da die Regenbogenforelle mit ihrem größeren Zellkörper phylogenetisch unter der Goldorfe steht.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

Licht- und elektronenmikroskopische Strukturen des Herzens von Goldorfe (*Leuciscus idus* L.) und Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* R.) werden vergleichend dargestellt.

1. Die Herzen von Goldorfen und Regenbogenforellen bestehen aus vier Herzkammern, die hintereinander geschaltet sind und durch paarige Ventrikelklappen gegeneinander abgegrenzt sind. Die Herzkammerwände sind dreischichtig aus Endo-, Myo- und Epikard aufgebaut.
2. Die erste Kammer, der Sinus venosus, ist klein, dünnwandig und dient als Blutsammler.
3. Die zweite Kammer, das Atrium cordis, besitzt ein großes Lumen, das mit einem Netzwerk von Muskeltrabekeln ausgekleidet ist. Im Atrium der Goldorfe befinden sich subendokardial neutrophile Granulozyten.
4. Die dritte Herzkammer, das Ventriculum cordis, ist bei der Goldorfe sackförmig, bei der Regenbogenforelle pyramidenförmig aufgebaut. Das Ventrikelmyokard besteht aus zwei Muskelschichten: eine äußere Kompakta und eine innere, kräftige Spongiosa, die Trabekel ausbildet, welche das Ventrikellumen netzförmig umhüllen.
5. In der vierten Herzkammer, dem Bulbus arteriosus, besteht die mittlere Wandschicht aus zwei Bindegewebslagen: einer äußeren Kompakta und einer inneren Schicht, die aus radial angeordneten Bindegewebssäulen besteht.
6. In Endokardzellen aller Herzabschnitte befinden sich ca. 0,4 μ m große Granula mit bisher unbekannter Funktion.
7. Bei der Goldorfe werden im Subendokard der 1., 2. und 3. Herzkammer sowie im gesamten Subepikard Stäbchendrüsenzellen gefunden.
8. Bei beiden Fischarten befinden sich in Myokardzellen der 2. und 3. Kammer 0,5 μ m große Granula (spezifische Herzgranula), die vermutlich Katecholamin speichern.

9. Bei beiden Fischarten sind helle und dunkle Muskelzellen zu unterscheiden. Zusätzlich besitzt die Goldorfe Zellen mit $0,6\text{ }\mu\text{m}$ großen Granula und solche mit $0,3\text{ }\mu\text{m}$ großen Granula. Bei der Regenbogenforelle befindet sich im Myokard ein kanalartig vernetztes, interzelluläres Vakuolensystem.
10. Im Bindegewebe der 4. Herzkammer gibt es bei beiden Fischarten Ansammlungen von 4-8 Zellen mit osmiophilen, intrazellulären Granula von $0,5\text{ }\mu\text{m}$ Durchmesser.
11. Die erste und zweite Kammer sowie die Ventrikelspongiosa und die inneren Bindegewebslagen der vierten Kammer werden vom venösen Hauptblutstrom durch Diffusion versorgt. Die Ventrikel- und Bulbuskompakta hingegen besitzen ein eigenes Gefäßsystem (Koronarsystem), dessen Endstrombereich im Myokard bzw. Bindegewebe der vierten Kammer liegt.

Light- and electronmicroscopical studies on the heart of the golden orfe (*Leuciscus idus* L.) and the rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.)

Summary

Light- and electronmicroscopical structures of the heart of the golden orfe and the rainbow trout are described.

1. The hearts of golden orfe and rainbow trout have four chambers each. These chambers are separated from each other by a pair of cardiac valves. The chamber wall is composed of three layers: endo-, myo- and epicard.
2. The first, thin-walled heart chamber, sinus venosus, collects the venous blood from the body.
3. The second chamber, atrium cordis, has got a large lumen and consists of a network of muscle-trabecules. Neutrophile granulocytes are situated in the subendocardial layer of the golden orfe's atrium.
4. The third chamber, ventriculum cordis, of golden orfe is sac-like, whereas the one of rainbow trout is pyramide-like. The ventricle myocard is composed of two layers: an outer compacta and an inner trabecular spongiosa.
5. The wall of the fourth chamber, bulbus arteriosus, is composed of two layers of connective tissue: an outer compacta and an inner layer which is formed by palisade-like columns in radial position.
6. Endocardial cells in all chambers enclose granules (0,4 μ m) of an unknown function.
7. Rodlet cells are situated in the subendocardial layer of the first, the second and the third chamber.
8. Specific heart granules (0,5 μ m) are enclosed in the myocardial cells of the second and the third heart chamber. They probably store catecholamines.

9. Light and dark myocardial cells are distinguished in both species. In addition to the myocard cells the golden orfe shows cells which are characterized by granules of either $0,6\text{ }\mu\text{m}$ or $0,3\text{ }\mu\text{m}$ in diameter. The compact myocard of the rainbow-trout has got a system of channel-like intercellular spaces.
10. Aggregations of 4-8 cells with osmiophilic intracellular granules ($0,5\text{ }\mu\text{m}$) are found in the fourth heart chamber.
11. The chamber wall of the first and the second heart chamber, the spongius ventricular part and the inner layer of connective tissue of the fourth chamber are nourished by diffusion from the main bloodstream. The compacta of the ventricle and the bulbus arteriosus show a coronary blood system which leads into myocardial capillaries.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

- Al-Hussaini, A.H. (1949): On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: Anatomy and Histology.
Quart. J. Microsc. Sci. 90, 109-139
- Allen, W.F. (1905): The blood-vascular system of the Loricatei, the mail-cheeked fishes.
Proc. Wash. Acad. Sc. 7, 27-157
- Allis, E.P. (1912): The pseudobranchial and carotic arteries in *Esox*, *Salmo*, *Gadus*, together with a description of the arteries in the adult *Amia*.
Anat. Anz. 41, 113-142
- Andersson, E. (1956): The tubular system in the striated muscle cell.
First European Regional Conference on Electron Microscopy, General Program S.42, Stockholm
- Anthony, J.; Millot, J.; Robineau, D. (1965): Le cœur et l'aorte ventrale de l'*Atimera chalumnae* (Poisson coelacanthidé)
C.R. Acad. Sc. Paris 261, 223-226
- Arbel, E.R.; Liberthson, R.; Langendorf, R.; Pick, A.; Lev, M.; Fishman, A.P. (1977): Electrophysiological and anatomical observations on the heart of the African lungfish.
Am. J. Physiol. 232, 24-34
- Ashford, T.P.; Porter, K.R. (1962): Cytoplasmic components in hepatic lysosomes.
J. Cell Biol. 12, 198-203
- Ask, J.A.; Stene-Larsen, G.; Helle, K.B. (1981): Temperature Effects on the β_2 Adrenoceptors of the Trout Atrium.
J. Comp. Physiol. 143, 161-168
- Augustinsson, K.B.; Fänge, R.; Johnels, A.; Östlund, E. (1955): Histological, Physiological and Biochemical Studies on the Heart of two Cyclostomes, Hagfish (*Myxine*) and Lamprey (*Lampetra*).
J. Physiol. 131, 257-276
- Bairati, A. (1938): Strúttúra e proprietà fisiche del sarcolemma della fibra muscolare striata.
Z. Zellforsch. 27, 100-124
- Balfour, F.M. (1877): The development of elasmobranch fishes.
J. Anat. 11, 674-706

- Bannister, L.H. (1966): Rhabdospora thélohani (Laguesse) a sporozoan parasite or a tissue cell of lower vertebrates?
Parasitology 56, 633-638
- Barber, D.L.; Millis Westermann, J.E.; Jensen, D.N. (1979): New observations on the rodlet cell (Rhabdospora thelohani) in the white sucker Catostomus commersoni (Lacépède): LM and EM studies
J. Fish Biol. 14, 277-284
- Basile, C.; Goldspink, G.; Modigh, M.; Tota, B. (1976): Morphological and Biochemical characterisation of the inner and outer ventricular myocardial layers of adult tuna fish.
Comp. Biochem. Physiol. 54B, 279-283
- Bass, A.; Ostadal, B.; Pelouch, V.; Vittek, V. (1973): Differences in weight parameters, myosin ATP-ase activity and the enzyme pattern of energy supplying metabolism between the compact and spongy cardiac musculature of carp (Cyprinus carpio) and turtle (Testudo Horsfieldi).
Pflügers Arch. ges. Physiol. 343, 65-77
- Bauereisen, E. (1953): Vergleichende Physiologie des Sauerstofftransportes im Wirbeltierherzen.
Die Naturwissenschaften 40, 352-356
- Bayley, K. (1954): Structure proteins. II. Muscle. In: The proteins, vol. II, part B
Academic Press New York, 951-1055
- Benjamin, M.; Norman, D.; Santer, R.M.; Scarborough, D. (1983): Histological, histochemical and ultrastructural studies on the bulbus arteriosus of the sticklebacks Gasterosteus aculeatus and Pungitius pungitius (Pisces: Teleostei)
J. Zool. (Lond.) 200, 325-346
- Benjamin, M.; Norman, D.; Scarborough, D.; Santer, R.M. (1984): Carbohydrate-containing endothelial cells lining the bulbus arteriosus of teleosts and the conus arteriosus of elasmobranchs.
J. Zool. (Lond.) 202, 383-392
- Bennett, H.S. (1937): The development of the bloody supply to the heart in the embryo pig.
Amer. J. Anat. 60, 27-53
- Benninghoff, A. (1933): Gefäßsystem, III. Herz, in: Bolck, Göppert, Kallius, Lubosch: Hand. vergl. Anat., IV, 407-556

- Berge, P.J. (1979): The Cardiac Ultrastructure of *Chimaera monstrosa* L. (Elasmobranchii: Holocephali).
Cell Tiss. Res. 201, 181-195
- Bertini, F.; Santolaya, R.C. (1969): Gránulos de células endoteliales en aorta de *Bufo arenarum* y su relación con la actividad hipertensora de homogenados de esa arteria.II.
Jornadas Argentinas de Zoología. Santa Fé, Argentina.
Resumen de Comunicaciones
- Bertini, F.; Piezzi, R.; Gutierrez, L. (1972): Further Studies on Endothelial Cells of Vertebrates and the Problem of Endothelial Granules.
Experientia 28, 1350-1352
- Bishop, C.; Odense, P.H. (1966): Morphology of the Digestive Tract of the Cod, *Gadus morrhua*
J. Fish. Res. Bd. Can. 23(10), 1607-1615
- Bloom, G.D. (1962): The Fine Structure of Cyclostome cardiac muscle cells.
Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat. 57, 213-239
- Bloom, G.; Östlund, E.; Von Euler, U.S. (1962): A Specific Granular Secretory Cell in the Heart of Cyclostomes.
Mem. Soc. Endocrinol. 12, 255-263
- Boas, J.E.V. (1922): Lehrbuch der Zoologie für Studierende.
Verlag Gustav Fischer, Jena
- Bone, Q.; Mashall, N.B. (1985): Biologie der Fische.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York
- Buchthal, F.; Knappeis, G.G.; Lindhard, J. (1936): Struktur der quergestreiften lebenden Muskelfaser des Frosches.
Skand. Arch. Physiol. (Berl.u.Lpz.) 73, 163-182
- Buddenbrock, W.V. (1939): Grundriß der vergleichenden Physiologie, 2. Bd.
Verlag Gebrüder Berntraeger, Berlin
- Burne, R.H. (1927): A contribution to the anatomy of the ductless glands and lymphatic system of the Angler Fish (*Lophius piscatorius*).
Phil. Trans. 215, 1-57
- Burne, R.H. (1929): A system of "fine" vessels associated with the lymphatics in the cod (*Gadus morrhua*).
Phil. Trans. 217, 335-366
- Burri, P.H.; Weibel, E.C. (1968): Die Beeinflussung einer spezifischen cytoplasmatischen Organelle von Endothelzellen durch Adrenalin.
Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 88, 426-440
- Challice, C.E.; Edwards, G.A. (1960): The intercalated disc of the goldfish heart.
Experientia 16, 70-72

- Chapman, C.B.; Wildenthal, K.; Jensen, D. (1963): Circulatory Dynamics in Aneural Heart.
Clin. Res. 11, 53-75
- Cimini, V.; Maresca, A.; Tajana, G.; Tota, B. (1983): On the Heterogeneity of the Fish Heart Ventricle. I. Preliminary Morphological Observations.
Comp. Biochem. Physiol. 76A, 471-474
- Cole, F.; Johnstone, J. (1901): Pleuronectes.
Liverpool Marine Biology Committee Memoirs 8, 252
- Côté, G.; Mohiuddin, S.M.; Roy, P.E. (1970): Occurrence of Z band widening in human atrial cells.
Exp. Mol. Pathol. 13, 307-318
- Cotran, R.S. (1965): Endothelial Phagocytosis: An Electron Microscopic Study.
Experimental and Molecular Pathology 4, 217-231
- Coupland, R.E. (1965): The Natural History of the Chromaffin Cell.
Longmans, London
- Coupland, R.E. (1972): The chromaffin system. In: Handbook of Experimental Pharmacology: Catecholamines (Edited by Blaschko H. and Muscholl E.) 33, 16-45
- Couteaux, R.; Laurent, P. (1958): Observations au Microscope Electronique sur l'Innervation Cardiaque de Téléostéens.
Bull. Ass. Anat. 98, 230-234
- Day, J.B.; Rech, R.-H.; Robb, J.S. (1963): Pharmacological and microelectrode studies on the frog lymph heart.
J. comp. Physiol. 62, 33-41
- De Bold, A.J.; Borenstein, H.B.; Veress, A.T.; Sonnenberg, H. (1981): A rapid and potent natriuretic response to intravenous injection of atrial myocardial extracts in rats.
Life Sci. 28, 89-94
- Dempsey, E.W.; Wislocki, G.B.; Singer, M. (1946): Observations on the chemical cytology of striated muscle.
Anat. Rec. 96, 221-247
- Desser, S.S.; Lester, R. (1975): An Ultrastructural study of the enigmatic "rodlet cells" in the white sucker, *Catostomus commersoni* (Lacépède) (Pisces: Catostomidae).
Can. J. Zool. 53, 1483-1494
- Duthie, E.S. (1939): The origin development and function of the blood cells in certain marine teleosts. I. Morphology
J. Anat. 73, 396-412

- Earl, W.; Leitritz, E. (1969): Praxis der Forellenzucht.
Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin
- Edwards, G.A.; Ruska, H. (1955): The function and metabolism of certain insert muscles in relation to their structure.
Quart. J. Microsc. Sci. 96, 151-159
- Euler, U.S.v.; Fänge, R. (1961): Catecholamines in nerves and organs of *Myxine glutinosa*, *Squalus acanthias* and *Gadus callarias*.
Gen. comp. Endocr. 1, 191-194
- Fauré-Fremiet (1931) zitiert von Sterti E. (1931): Sulla capacita ematopoietica dell endotelio nelle larve degli anfibi.
Boll. della Soc. Ital. Biol. Sperim. 6, 1
- Fawcett, D.W.; McNutt, N.S. (1969): The ultrastructure of the cat myocardium. 1. Ventricular papillary muscle.
J. Cell. Biol. 42, 1-45
- Fearnhead, E.A.; Fabian, B.C. (1971): The ultrastructure of the gill of *Monodactylus argenteus* (an euryhaline teleost fish) with particular reference to morphological changes associated with changes in salinity.
S. Afr. Ass. Mar. Biol. Res., Oceanogr. Res. Inst. Investigational Report 26, 36 (zit. nach Leino, 1974)
- Ferguson, H.W. (1975): Phagocytosis by the endocardial lining cells of the atrium of plaice (*pleuronectes platessa*).
J. comp. Pathol. 85, 561-568
- Fischer, Th. (1984): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Kiemen und Pseudobranchie der Goldorfe (*Leuciscus idus* L.).
Diss. vet.med., Ludwigs-Maximilians-Universität, München
- Fischer-Scherl, Th.; Hoffmann, R. (1986): Light- and electron-microscope studies on the pseudobranch of the golden orfe (*Leuciscus idus* L.).
J. Fish Biol. 29, 699-709
- Flood, M.T.; Nigrelli, R.F.; Gennaro, J.F. (1975): Some aspects of the ultrastructure of the "Stäbchendrüsenzellen", a peculiar cell associated with the endothelium of the bulbus arteriosus and with other fish tissues.
J. Fish Biol. 7, 129-138
- Gannon, B.J. (1971): A Study of the Dual Innervation of Teleost Heart by a Field Stimulation Technique.
Comp. gen. Pharmac. 2, 175-183
- Gannon, B.J.; Burnstock, G. (1969): Excitatory adrenergic innervation of the fish heart.
Comp. Biochem. Physiol. 29, 765-773

- Gegenbaur, C. (1866): Zur vergleichenden Anatomie des Herzens.
Jena. Z. Naturwiss. 2, 365-388
- Gerzer, R. (1985): Das Herz, ein endokrines Organ: Die Entdeckung eines neuen Hormons.
Klin. Wochenschr. 63, 529-536
- Giacomini, E. (1922): Sopra ad alcune particolari disposizioni nel sistema arterioso (glomeruli vasali) e nel sistema linfatico dei teleostei.
Rend. R. Accad. Sci. Bologna 26, 188-196
- Gitter, A. (1933): Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische.
V. Zschr. vgl. Physiol. 18, 53-67
- Giovane, G.; Greco, G.; Maresca, A.; Tota, B. (1980): Myoglobine in the heart ventricle of tuna and other fishes.
Experientia (Separatum) 36
- Grant, R.T.; Regnier, M. (1926): The Anatomy of the Cardiac Coronary Vessels.
Heart 13, 285-310
- Grassé, P.P. (ed.) (1958): Traite de Zoologie 13
- Greene, Ch., W. (1962): Contributions to the Physiology of the California Hagfish, *Polistotrema Stouti*. II. The absence of Regulative Nerves for the systemic heart.
Am. J. Physiol. VI, 318-324
- Greenberg, D.B. (1963): Forellenzucht
Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin
- Grodzinski, Z. (1938): Das Blutgefäßsystem der Fische. In:
Bronn's Klassen Ordnungen des Tierreichs VI, 1,2: 1-77
- Grodzinski, Z. (1954): Initiation of Contractions in the Heart of the Sea-Trout, *Salmo trutta*, Embryo.
Bull. Acad. pol. Sci. II, 127-130
- Grünberg, W.; Hager, G. (1978): Zur Ultrastruktur der "Stäbchendrüsenzellen" (rodlet cells, pear-shaped cells) im Bulbus arteriosus des Karpfen, *Cyprinus carpio* L. (Pisces Cyprinidae)
Anat. Anz. 143, 277-290
- Hadorn, E.; Wehner, R. (1973): Allgemeine Zoologie
Deutscher Taschenbuch Verlag; Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Haferkamp, O. (1976): Die Schutzlosigkeit des Organismus bei Lysosomen-Defekten.
Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft für Pathologie, 60. Tagung; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York
- Häggquist, G. (1931): Gewebe und Systeme der Muskulatur.
In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Springer Verlag, Berlin

- Hall, M. (1831): A critical and experimental essay on the circulation of the blood; aspecially as observed in the minute and capillary vessels of the batrachia and of fishes.
Sherwood, Gilbert and Piper, London
- Hammerbeck, W. (1956): Lichtmikroskopischer Beitrag zur Morphologie der Muskelkontraktion.
Verh. dtsch. Ges. Path. (39.Tagg.) 98, 81-98
- Harder, W. (1975): Anatomy of Fishes. Part I. Text. Part II. Figures and plates.
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart, 226-255
- Hasselbach, W.Z. (1953): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Muskelfibrillen bei totaler und partieller Extraktion des L-Myosins.
Z. Naturforsch. 8b, 449-454
- Hasselbach W.; Makinose, M. (1961): Die Calciumpumpe der "Erschlaffungsgrana" des Muskels und ihre Abhängigkeit von der ATP-Spaltung.
Biochem. Z. 333, 518-528
- Heidenhain, M. (1901): Über die Struktur des menschlichen Herzmuskels.
Anat. Anz. 20, 33-78
- Helle, K.B. (1983): Structures of Functional Interest in the Myocardium of Lower Vertebrates.
Comp. Biochem. Physiol. 76A, No.3, 447-442
- Helle, K.B.; Storesund, A. (1975): Evidence for a connection between the specific myocardial granules and the sarcoplasmic reticulum in the cardiac ventricle of *Myxine glutinosa* (L.).
Cell. Tiss. Res. 163, 353-363
- Henry, J.P.; Gauer, O.H.; Reeves, J.L. (1956): Evidence of the atrial location of receptors influencing urine flow.
Circulation Res. 4, 85-93
- Herndon, R.M. (1963): The fine structure of the Purkinje cell.
J. Cell. Biol. 18, 167-175
- Hodge, A.J. (1955): Studies on the structure of muscle.
J. Biophys. a. Biochem. Cytology 1, 361-380
- Hoffmann, F.B.; Cranefield, P.F. (1960): Electrophysiology of the heart.
New York: McGraw Hill

- Holmgren, E. (1907): Über Sarkoplasmahörner quergestreifter Muskulatur.
Anat. Anz. 31, 609-621
- Home, Sir E. (1813): Additions to an account of *Squalus maximus*.
Phil. Trans. Roy. Soc., vol. cii.
- Howse, H.D.; Ferrans, V.J.; Hibbs, R.G. (1970): A Comparative Histochemical and Electron Microscopic Study of the Surface Coatings of Cardiac Muscle Cells.
J. Mol. Cell. Card. 1, 157-168
- Huggel, H. (1952): Temperaturabhängigkeit und Herzfrequenz des embryonalen Herzschauches bei der Forelle (*Salmo irideus*).
Revue Suisse Zool. 59, 242-247
- Huxley, H.E. (1953): Electron microscope studies of the organization of the filaments in striated muscle.
Biochim. et Biophysica Acta 12, 387-394
- Huxley, A.F.; Niedergerke, R. (1954): Structural changes in muscle during contraction. Interference microscopy of living muscle fibres.
Nature (Lond.) 173, 971-973
- Huxley, A.B.; Taylor, R.E. (1955): Function of Krause's membrane.
Nature 176, 1068-1074
- Hyrtil, Prof. (1857): Sitz-Bericht d. Akad. d. Wiss., Wien, math-nat.Cl., XXV, 236-239
- Hyrtil, Prof. (1859): Vorläufige Anzeige über gefäßlose Herzen.
Akademiebericht, Math.-nat. Kl., Wien 25, 1-8
- Jamieson, J.D.; Palade, G.E. (1964): Specific granules in atrial muscle cells.
J. Cell. Biol. 23, 151-172
- Jensen, D. (1965): The Aneural Heart of the Hagfish.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 127, 443-458
- Johansen, K. (1965): Cardiovascular dynamics in fishes, amphibians and reptiles.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 127, 414-442
- Kilariski, W. (1964): Observations on the Myocardium of the cardiac chamber of the sand-eel (*Ammodytes tobianus* L.).
Acta Biol. Crac. VII, 235-245
- Kilariski, W. (1964): The organization of the cardiac muscle cell of the lamprey (*Petromyzon marinus* L.).
Acta Biol. Crac. VII, 75-87

- Kilariski, W. (1967): The Fine Structure of Striated Muscles in Teleosts.
Z. Zellforsch. 79, 562-580
- Kisch, B. (1950): Electrographic Investigations of the Heart of Fish.
Exp. Med. Surg. 8, 31-62
- Kisch, B. (1954): Studies in comparative Electronmicroscopy of the Heart. 1. Pipefish and Bat.
Exp. Med. Surg. 12, 335-360
- Kisch, B. (1961): Ultrazoon Ranarum.
Exp. Med. Surg. 19, 85-103
- Kisch, B. (1962): On the Significance of Subendocardial cells as Phagocytes.
Exp. Med. Surg. 20, 55-64
- Kisch, B. (1966): The Ultrastructure of the Myocardium of Fishes.
Exp. Med. Surg. 24, 220-227
- Kisch, B.; Bardet, J.M. (1951): Electron microscopic histology of the heart.
New York, Brooklyn Medical Press
- Kisch, B.; Philpott, D.E. (1963): Electron Microscopy of the Heart of Fish. I. The Goldfish Heart. II. The Heart of Selachians.
Exp. Med. Surg. 21, 28-74
- Kölliker, A. (1888): Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern.
Z. wiss. Zool. 47, 689-710
- Koch, W.; Bank, O.; Jens, G. (1976): Lehrbuch für Züchter und Teichwirte.
Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin
- Krause, R. (1923): Mikroskopische Anatomie in Einzeldarstellungen. 10. Die Zirkulationsorgane.
Berlin und Leipzig 1923, 678-680, 259-260, 852-858
- Krölling, O.; Grau, H. (1960): Lehrbuch der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere.
Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
- Labbé, A. (1897): Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies.
Arch. Zool. Expés., Paris, Ser. II-4, 517-519
- Ladiges, W.; Vogt, D. (1979): Die Süßwasserfische Europas bis zum Ural und Kaspischen Meer.
Parey Verlag Berlin, Hamburg

- Laguesse, E. (1906): Les "Stäbchendrüsenzellen" (M.Plehn) sont des sporozoaires parasites.
Anat. Anz. 28, 414-416
- Langmann, J. (1977): Taschenlehrbuch der gesamten Anatomie, Band 4. Medizinische Embryologie.
Georg Thieme Verlag Stuttgart
- Laurent, P. (1962): Contribution à l'étude morphologique et physiologique de l'innervation du cœur des Téléostéens.
Arch. Anat. Micr. Morph. Exp. 51, 339-458
- Laurent, P.; Holmgren, S.; Nilsson, St. (1983): Review Article. Nervous and Humoral Control of the Fish Heart: Structure and Function.
Comp. Biochem. Physiol. 76A, 525-542
- Leak, L.V. (1969): Electron Microscopy of Cardiac Tissue in a Primitive Vertebrate *Myxine glutinosa*.
J. Morph. 128, 131-158
- Leino, R.L. (1974): Ultrastructure of Immature, Developing, and Secretory Rodlet Cells in Fish.
Cell. Tiss. Res. 155, 367-381
- Leknes, I.L. (1981): Ultrastructure of Myocardial widened Z Bands and Endocardial Cells in Two Teleostean Species.
Cell. Tiss. Res. 218, 213-218
- Leknes, I.L. (1981a): On the Ultrastructure of the Endothelium in the Bulbus Arteriosus of three Teleostean Species.
J. Submicr. Cyt. 13, 41-46
- Leknes, I.L. (1986): Fine Structure and cytochemistry of the endothelial cells and rodlet cells in the bulbus arteriosus in species of Cichlidae (Teleostei).
J. Fish Biol. 128, 29-36
- Lemanski, L.F.; Fitts, E.P.; Marx, B.S. (1975): Fine structure of the Heart in the Japanese Medaka, *Oryzias latipes*.
J. Ultrastruct. Res. 53, 37-65
- Leonhardt, H. (1977): Histologie, Zoologie und Mikroanatomie des Menschen.
Georg Thieme Verlag Stuttgart
- Leydig, F. (1857): Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.
Frankfurt
- Lignon, J.; Le Douarin, G. (1978): Small Intensely Fluorescent (SIF) Cells in the Ammocoete heart: A Correlative Histofluorescence, Light and Electron Microscopic Study with Special Reference to the Action of Reserpine.
Biol. Cell. 31, 169-176

- Lindner, E. (1957): Die Submikroskopische Morphologie des Herzmuskels.
Z. Zellforsch. 45, 702-746
- Lindner, E.; Schaumburg, G. (1968): Zytoplasmatische Filamente in den quergestreiften Muskelzellen des kaudalen Lymphherzens von *Rana temporaria* L.
Zeitschr. Zellf. mikr. Anat. 84, 549-562
- Lutz, B.R. (1930a): Reflex cardiac respiratory inhibition in elasmobranch, *Scyllium canicula*.
Biol. Bull. Woods Hole, Mich. 59, 170-178
- Mackmull, G.; Michels, N.A. (1932): Absorption of colloidal carbon from the peritoneal cavity in the teleost, *Tautoglabrus adspersus*.
Am. J. Anat. 51, 3-47
- Marcus, H. (1925): Über den feineren Bau des menschlichen Herzmuskels.
Z. Zellforsch. 2, 203-241
- Maresca, B.; Modigh, M.; Servillo, L.; Tota, B. (1976): Different Temperature Dependences of Oxidative Phosphorylation in the Inner and Outer layers of Tuna Heart Ventricle.
J. Comp. Physiol. 105, 167-172
- Martínez-Palomo, A.; Mendez, R. (1971): Presence of Gap Junctions between Cardiac Cells in the Heart of Nonmammalian Species.
J. Ultrastruct. Res. 37, 592-600
- Mayberry, L.F.; Bristol, J.R.; Sulimanović, D.; Fijan, N.; Petrinc, Z. (1986): *Rhabdospora thelohani*: Epidemiology of and Migration into *Cyprinus carpio* Bulbus Arteriosus.
Fish Pathol. 21, 145-150
- Mayer, P. (1919): Über die Lymphgefäße der Fische und ihre mutmaßliche Rolle bei der Verdauung.
Jena. Z. Naturwiss. 55 (N.F.48), 125-174
- McKenzie, J.E.; House, E.W.; McWilliam, J.G.; Johnson, D.W. (1978): Coronary Degeneration in Sexually Mature Rainbow and Steelhead Trout, *Salmo gairdneri*.
Atherosclerosis 29, 431-437, Idaho 83209 (USA)
- McNutt, N.S. (1970a): Ultrastructure of Intercellular Junctions in Adult and Developing Cardiac Muscle.
Am. J. Cardiol. 25, 169-182
- Midgalski, E.C.; Fichter, G.S. (1978): Fische / Das große Buch der Süßwasser- und Meeresfische in Farbe.
Mosaik Verlag, München

- Midttun, B. (1980): Ultrastructure of Atrial and Ventricular Myocardium in the Pike *Esox lucius* L. and Mackerel *Scomber scombrus* L. (Pisces).
Cell Tiss. Res. 211, 41-50
- Midttun, B. (1983): Ultrastructure of the Junctional Region of the Fish Heart Ventricle.
Comp. Biochem. Physiol. 76A, 471-474
- Modigh, H.; Toto, B. (1975): Mitochondrial Respiration in the Ventricular Myocardium and in the White and Deep Red Myotomal Muscles of Juvenile Tuna Fish (*Thunnus, thynnus* L.).
Acta Physiol. scand. 93, 289-294
- Morgan, C.; Rozsa, G.; Szent-Györgyi, A.; Wyckhoff, R.W.G. (1950): Macromolecular arrangement within muscle.
Science (Lancaster, Pa.) 111, 201-202
- Moore, J.F.; Mayr, W.; Hougie, G. (1976): Ultrastructure of Coronary Arterial Changes in Spawning Pacific Salmon (Genus *Oncorhynchus*) and Steelhead Trout (*Salmo Gairdnerii*)
J. Comp. Path. 86, 259-267
- Morrison, C.M.; Odense, P.H. (1978): Distribution and Morphology of the Rodlet Cell in Fish.
J. Fish. Res. Bd. Can. 35, 101-116
- Mott, J.C. (1950): Radiological observations on the Cardiovascular System in *Anguilla Anguilla*.
J. Exp. Biol. 27, 324-333
- Müller, J. (1842): Bemerkungen über eigenthümliche Herzen des Arterien- und Venensystems.
Arch. Anat. Physiol., Verlag von Veit et. Comp., Berlin
- Muir, A. (1957): An electron microscope study of the embryology of the intercalated disc in the heart of the rabbit.
J. Biophysic. and Biochem. Cytol. 3, 193-201
- Myklebust, R.; Kryvi, H. (1979): Ultrastructure of the Heart of the Sturgeon *Acipenser stellatus* (Chondrostei).
Cell Tiss. Res. 202, 431-438
- Nair, M.G.K. (1969): The Anatomy and Embryology of the Heart and Its Conducting System of the Dogfish, *Carcharias sorrah* Müll. and Henle.
Zool. Anz. 185, 265-274
- Nandi, J. (1961): New arrangement of interrenal gland in teleost fishes.
Univ. Calif. Publ. Zool. 65, 129-195

- Nawar, G. (1955): On the anatomy of *Clarias lazera*.
J. Morphol. 97, 179-214
- Niedergerke, R.; Ogden, D.C.; Page, S. (1976): Contractile activation and calcium movements in heart cells.
Symp. Soc. exp. Biol. 30, 381-395
- Nilsson, S. (1976): Fluorescent histochemistry and cholinesterase staining in sympathetic ganglia of a teleost, *Gadus morrhua*.
Acta Zool. Stockh. 57, 69-77
- Nowgorodzka-Zogórska, M. (1970): The organization of cytoplasm in the endocardial cells of *Lebistes reticulatus* Peters.
Acta Biol. Cracov. 13, 37-43
- Oets, J. (1950): Electrocardiograms of Fishes.
Physiol. Comp. Oecol. 2, 181-186
- Ostádal, B.; Schiebler, T.H. (1971): Über die terminale Strombahn in Fischherzen.
Z. Anat. Entw.-Gesch. 134, 101-110
- Page, S.G.; Niedergerke, R. (1972): Structures of physiological interest in the frog heart ventricle.
J. Cell. Sci. 11, 179-203
- Palade, G.E. (1953): An electron microscope study of the mitochondrial structure.
J. Histochem. and Cytochem. 1, 188-198
- Palade, G.E. (1961): Blood capillaries of the heart and other organs.
Circulation 24, 368-384
- Palade, G.E.; Porter, K.R. (1954): Studies on the endoplasmic reticulum. I. Its identification in cells in situ.
J. of Exper. Med. 100, 641-656
- Parsons, C.W. (1929): The Conus arteriosus in Fishes.
Quart. J. Microsc. Science 73, 145-176
- Perry, S.V. (1953): The protein components of the isolated myofibril.
Biochemic. J. 55, 114-122
- Perry, S.V. (1956): Relation between chemical and contractile function of the skeletal muscle cell.
Physiologic. Rev. 36, 1-76
- Petukat, S. (1965): Über die arteriellen Gefäßstämme bei den Teleostiern.
Zool. Beitr. 11, 437-515

- Plehn, M. (1906a): Über eigentümliche Drüsenzellen im Gefäßsystem und in anderen Organen bei Fischen.
Anat. Anz. 28, 192-203
- Plehn, M. (1906b): Drüsenzellen oder Parasiten?
Anat. Anz. 29, 152-157
- Poche, R.; Lindner, E. (1955): Untersuchungen zur Frage der Glanzstreifen des Herzmuskelgewebes beim Warmblüter und beim Kaltblüter.
Z. Zellforsch. 43, 104-120
- Pollak, A. (1960): The main vessels in the body and the muscles in some teleost fish. Part I. The Perch (*Perca fluviatilis*).
Acta Biol. Cracov. Ser. Zool. 3, 115-138
- Porter, K.R.; Palade, G.E. (1957): Studies on the endoplasmic reticulum. III. Its form and distribution in striated muscle cells.
J. Biophysic. and Biochem. Cytol. 32, 269-282
- Poupa, O.; Gesser, H.; Jonsson, S.; Sullivan, L. (1974): Coronary-supplied Compact Shell of Ventricular Myocardium in Salmonids: Growth and Enzyme Pattern.
Comp. Biochem. Physiol. 48A, 85-95
- Przewoski, E. (1893): Contribution à l'étude de l'histologie normale et pathologique.
Arch. Sci. biol. publ. Inst. impér. méd. expér. St. Petersburg 2, 78-92
- Randall, D.J. (1966): The Nervous Control of Cardiac Activity in the Tench (*Tinca Tinca*) and the Goldfish (*Carassius auratus*).
Physiol. Zool. 39, 185-192
- Randall, D.J. (1968): Functional Morphology of the Heart.
Am. Zool. 8, 179-189
- Randall, D.J.; Shelton, G. (1965): The effects of changes in environmental gas concentrations on the breathing and heart rate of a teleost fish.
Comp. Biochem. Physiol. 9, 229-235
- Reichert, K.B. (1847): Bericht über die Leistungen in der mikroskopischen Anatomie des Jahres 1846.
Arch. Anat. Physiol. u. Wiss. Med., 37-46
- Roberts, R. (1978): The Pathophysiology and Systematic Pathology of Teleosts.
Fish Pathology, Bailliere Tindall - London, 71-76
- Roberts, R.J. (1985): Grundlagen der Fischpathologie. Das Kreislaufsystem.
Parey Verlag, Berlin - Hamburg, 35-44

- Romer, A.S. (1971): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, übersetzt und bearbeitet von Dr. Hans Frick. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
- Rothschuh, K.E. (1951): Über den funktionellen Aufbau des Herzens aus elektrophysiologischen Elementen und über den Mechanismus der Erregungsleitung im Herzen. Pflügers Arch. 253, 238-251
- Ruska, H. (1954): Elektronenmikroskopischer Beitrag zur Histologie des Skelettmuskels kleiner Säugetiere. Z. Naturforsch. 9b, 358-371
- Saetersdal, T.S.; Justesen, N.-P.; Krohnstad, A.W. (1974): Ultrastructure and innervation of the teleostean atrium. J. Mol. Cell. Cardiol. 6, 415-437
- Saetersdal, T.S.; Myklebust, R.; Skagseth, E.; Engedal, H. (1976): Ultrastructural studies on the growth of filaments and sarcomeres in mechanically overloaded human hearts. Virchows Arch. Cell.Pathol. 21, 91-112
- Sahai, R.; Chawla, D.S. (1970): Gross Anatomy and Histology of the Heart of *Puntius ticto* (Ham). Zool. Anz. 184, 169-175
- Salthe, S. (1965): Comparative catalytic studies of lactic dehydrogenases in the Amphibia: environmental and physiological correlations. Comp. Biochem. Physiol. 16, 393-408
- Santer, R.M. (1972): Ultrastructural and Histochemical Studies on the Innervation of the Heart of Teleost, *Pleuronectes platessa* L. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 131, 519-528
- Santer, R.M. (1974): The Organization of the Sarcoplasmic Reticulum in Teleost Ventricular Myocardial Cells. Cell Tiss. Res. 151, 395-402
- Santer, R.M. (1976): The Distribution of Collagen Bundles and an Epicardial Coronary Vasculature in the Plaice (*Pleuronectes platessa* L.) Heart Ventricle at Different Ages. J. mar. biol. Ass. U.K. 56, 241-246
- Santer, R.M. (1985): Morphology and Innervation of the Fish Heart. Springer Verlag Berlin, Heidelberg 89
- Santer, R.M.; Cobb, J.L.S. (1972): The Fine Structure of the Heart of the Teleost, *Pleuronectes Platessa*. Z. Zellforsch. 131, 1-14

- Santer, R.M.; Greer Walker, M. (1980): Morphological Studies on the ventricle of teleost and elasmobranch hearts. J. Zool. Lond. 190, 259-272
- Santer, R.M.; Greer Walker, M.; Emerson, L.; Witthames, P.R. (1983): On the Morphology of the Heart Ventricle in Marine Teleost Fish (Teleostei). Comp. Biochem. Physiol. 76A, 453-457
- Santolaya, R.C.; Bertini, F. (1972): Fine Structure of Endothelial Cells of Vertebrates. Distribution of Dense Granules. Z. Anat. Entw.-Gesch. 139, 148-155
- Satchell, G.H. (1970): A functional appraisal of the fish heart. Fed. Proc. 29, 1120-1123
- Satchell, G.H. (1971): Circulation in Fishes. Cambridge, At the University Press
- Satchell, G.H.; Jones, M.P. (1967): The Function of the Conus arteriosus in the Port Jackson shark, *Heterodontus Portusjacksoni*. J. Exp. Biol. 46, 373-382
- Saxena, D.B.; Balkhashi, P.L. (1965): Cardiovascular system of some fishes of the torrential streams in India. Part I. Heart of *Orienes plagiostomus* and *Botia birdi*. Jap. J. Ichthyol. 12, 70-81
- Schaefer, H. (1952): Über die absolute Größe elektrokardiographischer Potentiale. Pflügers Arch. 255, 251-272
- Scheuermann, D.W.; Stilman, C.; Reinhold, Ch.; Degroodt-Lasseel, M.H.A. (1981): Microspectrofluorimetric study of monoamines in the auricle of the heart of *Protopterus aethiopicus*. Cell Tiss. Res. 217, 443-449
- Schiebler, Th.H. (1955): Herzmuskelstudie Z. Zellforsch. 43, 243-306
- Schipp, R.; Beyerle-v. Wehren, A.: (1970): Zur funktionellen Bedeutung der osmiophilen Granula in Herzorganen niederer Vertebraten. Z. Zellforsch. und Mikroskop. Anat. 108, 243-267
- Schwann, Th. (1839): Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Structur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen. Berlin: Sander

- Serafini-Fracassini, A.; Field, J.M.; Spina, M.; Garbisa, S.; Stewart, R. (1978): The morphological organization and ultrastructure of elastin in the arterial wall of trout (*Salmo gairdneri*) and salmon (*Salmo salar*).
J. Ultrastruct. Res. 65, 93-98
- Shelton, G.; Randall, D.J. (1962): The relationship between heartbeat and respiration in teleost fish.
Comp. Biochem. Physiol. 7, 237-250
- Shibata, Y. (1977): Comparative Ultrastructure of Cell Membrane Specializations in Vertebrate Cardiac Muscles.
Arch. Hist. Jap. 40, 391-409
- Shibata, Y.; Yamamoto, T. (1976a): Fine structure and cytochemistry of specific granules in the lamprey atrium.
Cell Tiss. Res. 172, 487-501
- Silbernagl, S.; Despopoulos, A. (1979): dtv-Atlas der Physiologie, Herz und Kreislauf.
Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 140-177
- Sjöstrand, F.S. (1953): Electron microscopy of mitochondria and cytoplasmic double membranes.
Nature (Lond.) 171, 30-32
- Sjöstrand, F.S. (1956): The ultrastructure of skeletal muscle myofilaments.
First European Regional Conference on Electron Microscopy, General Program S.42, Stockholm
- Skramlik, E.v. (1935): Über den Kreislauf bei den Fischen.
Ergebn. Biol. 11, 1-130
- Sommer, J.R.; Johnson, E.A. (1969): Cardiac Muscle. A Comparative Ultrastructural Study with Special Reference to Frog and Chicken Hearts.
Z. Zellforsch. 98, 437-468
- Speidel, C.C. (1939): Studies of living muscles.
Amer. J. Anat. 65, 471-529
- Spiro, D. (1956): The filamentous fine of striated muscle at different stages of shortening.
Exper. Cell. Res. 10, 562-566
- Srivastava, A.K. (1965): Studies on the morphology and Physiology of the heart of *Clarias batrachus* L.
Part I. The gross anatomy of the heart.
Zool. Anz. 175, 310-316
- Srivastava, A.K. (1966): Gross Anatomy of the Heart of *Oxygaster gora* (Ham.).
Zool. Anz. 176, 259-263

- Starck, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
Springer Verlag, Belin - Heidelberg - New York
- Suworow, J.K. (1959): Allgemeine Fischkunde
VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin,
246-257
- Sylvester, C.F. (1904): The blood-vascular system of the
Tile-fish *Lopholatilus chamaeleonticeps*.
Bull. Bur. Fish, Washington 24, 89-114
- Thélohan, P. (1982): Sur des sporozoaires indéterminés para-
sites des poissons.
J. Anat. Physiol. 28, 163-171
- Thornell, L.E. (1973): Ultrastructural variations of Z-Bands
in cow Purkinje fibers.
J. Moll. Cell Cardiol. 5, 409-417
- Tota, B. (1970): On the respiratory Metabolism of the inner
and outer Layers of Tuna Fish Heart Ventricle.
Pubbl. Staz. Zool. Napoli 38, 223-225
- Trautmann, A. (1976): aus Scheunert Trautmann, Lehrbuch
der Veterinär Physiologie; B. Das Herz
Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
- Van Citters, R.L.; Watson, W.N. (1968): Coronary Disease in
Spawning Steelhead Trout (*Salmo gairdneri*).
Science 159, 105-107
- Van Leeuwenhoek, A. (1695): Arcana naturae detecta
Delvis Batavorum
- Vickers, T. (1962): A study of the intestinal epithelium of
the goldfish *carassius auratus*: its normal structure,
the dynamics of cell replacement, and the changes
induced by salts of cobalt and manganese.
Quart. J. Microsc. Sci. 103, 93-110
- Viehberger, G.; Bielek, E. (1982): Rodlett Cells, Gland
cell or protozoon?
Experientia 38, 1216-1218
- Voboril, Z.; Schiebler, T.H. (1970): Zur Gefäßversorgung
von Fischherzen.
Z. Anat. Entw.-Gesch. 130, 1-8
- Vogel, W.O.P. (1981): Struktur und Organisationsprinzip im
Gefäßsystem der Knochenfische.
Gegenb. morph. Jb. 6, 772-784
- Vogel, W.O.P. (1985): Systemic Vascular Anastomoses, Primary
and Secondary Vessels in Fish, and the Phylogeny of
Lymphatics.
Cardiovascular Shunts, Alfred Benzon Symposium 21

- Vogel, W.O.P. (1985): The Caudal Heart of Fish: Not a Lymph Heart.
Acta anat. 121, 41-45
- Vogel, W.; Vogel, V.; Schlote, W. (1974): Ultrastructural study by arterio-venous anastomoses in gill filaments of *Tilapia mossambica*.
Cell. Tiss. Res. 155, 491-512
- Vogel, W.O.P.; Claviez, M. (1981): Vascular specialization in fish, but no evidence for lymphatics.
Z. Naturf. 36c, 490-492
- Willem, V.; Willem, L. (1929): L'influence des mouvements respiratoires sur la pulsation cardiaque chez les Poissons Téléostéens.
Bull. de l'acad. de Belg., 39, 427-451
- Wearn, J.T.; Zschiesche, L.J. (1928): The extent of the capillary bed of the heart.
J. exp. Med. 47, 273-291
- Weibel, E.R.; Palade, G.E. (1964): New cytoplasmic components in arterial endothelia.
J. Cell. Biol. 23, 101-112
- Weidmann, S. (1956): Elektrophysiologie der Herzmuskelfasern. Bern und Stuttgart: Huber
- Weinstein, H.J. (1954): An electron microscope study of cardiac muscle.
Exper. Cell. Res. 7, 130-146
- Wilson, J.A.F.; Westermann, R.A. (1967): The fine structure of the olfactory mucosa and nerve in teleost *Carassius carassius* L.
Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 83, 196-206
- Wong, M.; Samson, W.K.; Dudley, C.A.; Moss, R.L. (1986): Direct Neuronal Action of Atrial Natriuretic Factor in the Rat brain.
Neuroendocrinology 44, 49-53
- Yamauchi, A.; Burnstock, G. (1968a): On the fine structure of the trout heart.
J. Anat. (Lond.) 103, 207-208

Herrn Professor Dr.Dr. habil. R. Hoffmann danke ich herzlich für die Überlassung des Dissertations-themas sowie für die stets gewährte Unterstützung bei der Anfertigung der vorliegenden Arbeit.

Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Professor Dr. E. Dahme vom Institut für Tierpathologie der Tierärztlichen Fakultät der Universität München für seine wertvollen Anregungen und Hinweise.

Frau Dr. Th. Fischer-Scherl danke ich herzlich für die Betreuung am Elektronenmikroskop sowie für die wertvollen Hinweise bei der Erstellung der Arbeit.

Danken möchte ich auch Frau B. Klumpp für ihre Einweisung in die histologischen Arbeitsmethoden sowie Frau S. Friedrich für die Anfertigung der Ultradünnschnitte.

Herrn Seibt von der Bayerischen Landesanstalt für Wasserforschung möchte ich herzlich für die Entwicklung und die Abzüge der zahlreichen Fotos danken.

Besonders möchte ich mich auch bei Herrn Dr. F. Terofal von der Zoologischen Staatssammlung in München für seine fachliche Beratung bedanken.

Lebenslauf

Name	Ruth Maria Mittermeier
Geburtstag	14. April 1959
Geburtsort	8533 Scheinfeld
Familienstand	Ledig
Staatsangehörigkeit	Deutsch
Glaubensbekenntnis	Römisch-katholisch
Eltern	Josef Mittermeier, Rektor, und Theolinde Mittermeier, geb. Wenger
Ausbildung	1965-1969 Volksschule Scheinfeld 1969-1978 Gymnasium Scheinfeld (allgemeine Hochschulreife) 1978-1984 Studium der Tiermedizin an der Ludwig-Maximilians-Uni- versität München Abschluß mit dem Staatsexamen im März 1984 Approbation als Tierarzt am 8.Mai 1984
Berufstätigkeit	Seit Dezember 1985 Niederlassung als Praktische Tierärztin in einer Gemein- schaftspraxis in Dingolfing

